

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO  
PROGRAMA DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOMÉDICAS  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA**

**FUNCIONES DEL ACOMPAÑAMIENTO DE HEMBRAS POR  
MACHOS DE LA LAGARTIJA RAYADA, *Aspidoscelis costata*  
(Lacertilia: Teiidae)**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS**

**PRESENTA**

**JAIME ANTONIO ZALDÍVAR RAE**

**DIRECTOR DE TESIS**

**DR. HUGH DRUMMOND DUREY**

**MÉXICO, D.F.**

**SEPTIEMBRE 2008**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

*A Oana*  
*A Aitana*

# Agradecimientos

En más de un sentido, esta tesis constituye el cierre de un ciclo de vida formidable y prolongado, que tuvo su inicio una mañana de agosto de 1994. Ese día, con menos de 20 minutos de conocerme y oír mis balbuceos sobre convertirme en ecólogo conductual, Hugh Drummond me dejó de una pieza al anunciarme, así sin más, que me enviaría por dos meses como ayudante de campo a Isla Pajarera...al día siguiente. Desde entonces, Hugh ha sido mucho más que mi asesor y se ha convertido en mi mentor y amigo entrañable. Estoy en deuda por todo su compromiso y afecto de tantos años; todo mi agradecimiento y cariño difícilmente podrían pagarlos. Gracias, Hugh.

Los miembros de mi comité tutor, doctores Robyn Hudson, Constantino Macías y Carlos Cordero hicieron aportaciones durante el desarrollo de mi proyecto, que con mucha frecuencia fueron mucho más allá de lo que dicta el deber. Particularmente, debo agradecer a Robyn su firme apoyo y aliento en la ardua tarea de describir la historia natural de una nueva especie modelo y arrancar una línea de investigación propia. Robyn siempre demostró gran entusiasmo por los modestos datos que lograba arrancar a los animales tras largas temporadas de campo y me enseñó que las preguntas más “sexy” en ecología conductual sólo pueden contestarse (bien) sobre la base de un profundo conocimiento de la biología de los organismos. Agradezco también al sínodo de mi examen doctoral, formado por los doctores Alejandro Córdoba, Raúl Cueva, Fausto Méndez y Gabriel Gutiérrez por sus valiosos comentarios a la tesis.

Tengo una gran deuda con quienes generosamente me brindaron acceso a sus laboratorios y equipo, cubrieron los costos de materiales y me entrenaron en las diversas técnicas que empleé en el proyecto. Así, agradezco profundamente a los doctores Fausto Méndez de la Cruz y Norma Manríquez Morán (Instituto de Biología – UNAM) por su ayuda con las disecciones y análisis histológicos, así como a los doctores Jeff Graves y Mike Ritchie (University of St Andrews) por toda su ayuda en el desarrollo de los primers de microsatélites para la lagartija rayada. Miguel Serrano, Bernardo Franco, Carlos Carvalho y Anette Becher, fueron mis gurús moleculares de cabecera. Los doctores Constantino Macías y José Luis Osorno<sup>†</sup> me permitieron usar su equipo durante los análisis de parentesco.

Colectar los datos conductuales requirió del apoyo de un formidable ejército de ayudantes y observadores; entre ellos se contaron: Carolina Alvarez, Sergio Ancona, Yenny Beltrán, Miriam Bojorge, Ricardo Bolaños, Joel Castells, Jaime Cisneros, Angela Earley, Esmeralda Estrella, Flora García, Indolfo García, Ricardo González, Hans Hernández, Mireya Hernández, Gibrán Hoffmann, Nicolás Jimarez, Patricia López, Érika Mendoza, Estrella Mociño, Marilú Molina, Thor Morales, Alejandro Muñoz, Yaser Nazur, David Ortiz, Mónica Padilla, Delfina Pérez, Leslie Razo, Arturo Rivera, Mabel Sánchez, Ramón Salazar, Julián Santamaría, Anizul Terán, Emma Villaseñor y Eugenia Zarza. Para todos, mi agradecimiento más cumplido.

Algunos de mis ayudantes más talentosos y comprometidos también demostraron tener una vena masoquista y decidieron hacer sus tesis de licenciatura en el marco de mi proyecto. Sergio Ancona, Érika Mendoza y Ramón Salazar compartieron conmigo su talento, tenacidad, responsabilidad y lealtad. He

tenido muchas ocasiones de comprobar, además, su cariño. Estos chavos están destinados a hacer cosas grandes y me enorgullece mucho que me cuenten entre sus amigos.

El proyecto hubiera sido imposible sin el apoyo logístico continuo y oportuno de la Secretaría de Marina Armada de México, gracias al cual siempre contamos con transportación por mar y dispusimos de agua y alimentos. Lo mismo debe decirse de la Administración del Parque Nacional Isla Isabel, que me otorgó los permisos para trabajar en Isla Isabel y apoyó mi proyecto en mil y una formas. En particular, quiero agradecer a Jorge Canela, Edda González, Cecilia García Chavelas y Jorge Castrejón Pineda. La Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales me otorgó los permisos de colecta e investigación necesarios.

No hay medida para la cantidad de ayuda que los pescadores de San Blas, Nayarit, me prestaron a lo largo de los años, pero el regalo para mí más preciado es su amistad constante. Como muchos saben, esta amistad no está mediada por títulos y nombres completos; para mí siempre ha bastado con ser el “Cuichero” y sé que la “raza” no se ofenderá si los llamo por sus apodos. Mil gracias a mis amigos Yamaha, Emilio, Manuel, Chanfle, Lupillo, Miluy, Abuelo, Aarón, Chamarra, Beto, Clavo, Poli, Chapo, Goliat, Víctor, Néstor, Daniel, Pío, Chato, Chero, Huarache, Chico Oaxaco, Caín, Calamar, Huateque, D’Evora, Chano, Panza, Tonro, Pandillo y Heliodoro. Por último, a Alicia Ibarra, pescadora honoraria y compañera de laboratorio, le agradezco su hospitalidad y ayuda en San Blas y su amistad a prueba de geografías.

El desarrollo del proyecto y de la tesis (y, sobre todo, el autor) se beneficiaron enormemente de las conversaciones que sostuve con José Luis Osorno, Marcela Osorio, Constatino Macías, Robyn Hudson, Carlos Cordero, Jeff Graves, Mike Ritchie, Joe Tomkins, Natasha LeBas, Vinni Madsen, Tim Birkhead, Diana Hews, Alejandro González, Sergio Ancona, Jane Brockmann y William Eberhard. A todos ellos les agradezco que me permitieran aturdirlos con historias de lagartijas y su generosidad al darme ideas y hacerme correcciones.

Por último, quiero agradecer a quienes echaron a andar todo este proceso y lo han acompañado a lo largo de los años. A mis padres les agradezco su firme convicción de que la mejor herencia para los hijos es la educación y su lucha continua por demostrarlo con hechos. Gracias a ellos y al ambiente que crearon para sus hijos nunca tuve reparo en mi impúdica intención de ser biólogo. Las malas mañas no se quitan y me da gusto decir que me queda impudicia para rato. Por sobre todas las cosas tengo que agradecer que la carga kármica de Oana Del Castillo fuera tal que le tocó pagarla casándose conmigo. Para mi suerte, la regla cósmica de los rotos y los descosidos se cumplió: ella siempre ha estado a mi lado y parece que hasta le gusta esto de las lagartijas. Afortunadamente, Oana no ha leído nada sobre selección sexual y gracias a ese despiste, Aitana llegó a nuestras vidas. Desde entonces, la ecología y los cuichis son todavía más divertidos.

# Índice

<b>Agradecimientos</b>	<b>3</b>
<b>Prefacio</b>	<b>8</b>
<b>Resumen</b>	<b>10</b>
<b>Capítulo 1. Introducción General</b>	<b>12</b>
<b>I. El acompañamiento y sus posibles funciones</b>	<b>13</b>
<i>Funciones del acompañamiento: beneficios para la supervivencia</i>	<i>13</i>
<i>Selección sexual y sus mecanismos</i>	<i>14</i>
<i>Funciones del acompañamiento en contextos de selección sexual</i>	<i>17</i>
<i>Posibles funciones del acompañamiento para los machos</i>	<i>17</i>
<i>Competencia pre-cópula</i>	<i>17</i>
<i>Elección de hembras</i>	<i>18</i>
<i>Competencia post-cópula</i>	<i>18</i>
<i>Transferencia de componentes nutritivos del eyaculado</i>	<i>20</i>
<i>Posibles funciones del acompañamiento para las hembras</i>	<i>20</i>
<i>Elección de pareja pre-cópula</i>	<i>20</i>
<i>Elección femenina post-cópula</i>	<i>22</i>
<i>Evaluación femenina indirecta</i>	<i>23</i>
<i>Costos del acompañamiento</i>	<i>24</i>
<i>Conflicto sexual</i>	<i>25</i>
<i>Cópulas con machos múltiples y acompañamiento masculino</i>	<i>25</i>
<i>Cortejo post-copulatorio</i>	<i>26</i>
<i>Beneficios directos, evaluación femenina y duración del acompañamiento</i>	<i>27</i>
<i>Seguro de fertilización y duración del acompañamiento</i>	<i>28</i>
<b>II. El acompañamiento en saurios</b>	<b>28</b>
<i>Acompañamiento y sistemas de apareamiento sociales y genéticos en saurios</i>	<i>28</i>
<i>Poliginia por defensa territorial</i>	<i>29</i>
<i>Poliginia por defensa sucesiva de hembras</i>	<i>31</i>
<i>Leks</i>	<i>33</i>
<i>Fenotipos alternativos</i>	<i>33</i>

<i>La familia Teiidae y el género Aspidoscelis</i>	34
<i>La lagartija rayada, Aspidoscelis costata</i>	37
<b>III. Hipótesis y objetivos</b>	<b>38</b>
Literatura citada (Introducción general)	40
<b>Capítulo 2. Relaciones entre el ciclo reproductor y el acompañamiento en la lagartija rayada</b>	<b>53</b>
<b>Capítulo 3. Descripción del acompañamiento y análisis de sus posibles funciones en la lagartija rayada</b>	<b>64</b>
<b>Capítulo 4. El acompañamiento como custodia de pareja en la lagartija rayada</b>	<b>85</b>
<b>Capítulo 5. Discusión General</b>	<b>111</b>
<b>I. El sistema de apareamiento social de la lagartija rayada</b>	<b>112</b>
<i>Ciclo reproductor en Isla Isabel</i>	112
<i>Sistema de apareamiento social y acompañamiento</i>	112
<b>II. Funciones del acompañamiento en la lagartija rayada</b>	<b>114</b>
<i>Funciones alternativas a la custodia de pareja</i>	114
<i>Hipótesis funcionales sin apoyo</i>	114
<i>Beneficios para las hembras</i>	115
<i>Hostigamiento masculino y cópulas oportunistas: efectos en la adecuación femenina</i>	116
<i>Evaluación femenina de parejas</i>	116
<i>Acceso a cópulas y seguro de fertilización</i>	119
<i>Elección masculina de pareja</i>	120
<i>Carga de esperma</i>	121
<b>III. El acompañamiento como custodia de pareja y el sistema de apareamiento genético de la lagartija rayada</b>	<b>122</b>

<i>Custodia pre-copulatoria de pareja</i>	122
<i>Custodia post-copulatoria de pareja</i>	122
<i>El sistema de apareamiento genético y explicaciones para el patrón de paternidad observado</i>	123
<i>El acompañamiento como adaptación al control femenino de las fertilizaciones</i>	127
<b>IV. Trabajos futuros</b>	<b>130</b>
<i>Beneficios directos para las hembras</i>	130
<i>Cortejo post-copulatorio</i>	131
<i>Elección femenina indirecta y directa</i>	131
<i>Carga de esperma y custodia de pareja</i>	132
<b>V. Conclusiones generales</b>	<b>132</b>
<b>Literatura citada (Discusión general, trabajos futuros y conclusiones)</b>	<b>134</b>
<b>Apéndice 1. Desarrollo de marcadores moleculares (microsatélites de ADN) para análisis genéticos en la lagartija rayada y otros miembros del género <i>Aspidoscelis</i></b>	<b>139</b>
<b>Apéndice 2. Una aproximación a la proporción operativa de sexos en la población de lagartijas rayadas de Isla Isabel</b>	<b>145</b>



## Prefacio

La presente tesis es el resultado de mi proyecto de investigación doctoral en el Programa de Doctorado en Ciencias Biomédicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), el cual llevé a cabo en el Laboratorio de Conducta Animal del Instituto de Ecología de la misma UNAM, bajo la dirección del Dr. Hugh Drummond y la supervisión del comité tutorial conformado por la Dra. Robyn Hudson y el Dr. Carlos Cordero Macedo. El jurado del examen de grado estuvo compuesto por los Dres. Alejandro Córdoba Aguilar, Hugh Drummond, Raúl Cueva Del Castillo Mendoza, Fausto Méndez De la Cruz y Gabriel Gutiérrez Ospina.

El proyecto fue financiado en su fase inicial por una beca de maestría de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico – UNAM y, posteriormente, por una beca para estudios de doctorado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. Partes del trabajo de campo y laboratorio fueron financiadas por proyectos CONACYT de los Doctores Hugh Drummond y Fausto Méndez de la Cruz (Instituto de Biología, UNAM) y por el Dr. Michael Ritchie (University of St. Andrews, Reino Unido), así como por una Beca de Ayuda de la Society for the Study of Amphibians and Reptiles de Estados Unidos y las Becas de Investigación Estudiantil y de Investigación Estudiantil en Naciones en Desarrollo de la Animal Behavior Society de Estados Unidos. El CONACYT y las Direcciones Generales de Intercambio Académico y de Estudios de Posgrado de la UNAM me otorgaron fondos para realizar una estancia de investigación en la Universidad de St. Andrews.

El objetivo de este proyecto doctoral fue establecer las funciones del acompañamiento de hembras por los machos de la lagartija rayada, *Aspidoscelis costata*, en la población de Isla Isabel, Nayarit. En esta tesis presento datos sobre la fenología reproductora y la conducta de estas lagartijas, así como un estudio experimental de la función del acompañamiento como custodia post-copulatoria de pareja, basado en el empleo de marcadores moleculares de ADN que diseñé expresamente para esta especie.

El documento está compuesto por un resumen, una introducción general, tres capítulos correspondientes a sendos artículos científicos, una discusión general y dos apéndices. El Capítulo 2 fue aceptado para su publicación en *The Southwestern Naturalist*

en junio de 2008, el Capítulo 3 fue publicado en *Behaviour* en noviembre de 2007 y el Apéndice 1 fue publicado en *Molecular Ecology Resources* en enero de 2008.

## Resumen

El acompañamiento es una conducta común a múltiples taxa, en la que animales adultos o cercanos a la madurez sexual se mantienen cerca de o en contacto físico con individuos adultos o cercanos a la madurez sexual del sexo opuesto por lapsos variables. En el caso de los saurios, el acompañamiento ha sido tradicionalmente interpretado como una adaptación masculina para reducir el riesgo de competencia espermática o para ganar dicha competencia (hipótesis de custodia de pareja masculina). Sin embargo, existen varias hipótesis funcionales alternativas (no mutuamente excluyentes) que no han sido exploradas (Capítulo 3) y, aunque algunos trabajos respaldan las predicciones conductuales de la hipótesis, nunca se ha puesto a prueba la predicción crucial de que los machos que acompañan a las hembras tienen un mayor éxito de fertilización que los que no lo hacen (Capítulo 4).

El objetivo general de esta tesis fue obtener evidencia de que el acompañamiento cumple con diversas funciones en la lagartija teñida *Aspidoscelis costata*. Los objetivos particulares de la tesis fueron: (1) describir grosso modo el sistema de apareamiento de la lagartija rayada desde la perspectiva de la relación entre el acompañamiento y el ciclo reproductor de las hembras (Capítulo 2); (2) describir detalladamente la relación entre el acompañamiento y la condición reproductora de las hembras que participan en él, así como las conductas asociadas al acompañamiento, para obtener evidencia a favor o en contra de varias hipótesis funcionales (Capítulo 3); y (3) poner a prueba experimentalmente las predicciones conductuales y genéticas derivadas de la hipótesis de custodia de pareja masculina (Capítulo 4).

Necropsias y análisis histológicos en especímenes recolectados a lo largo de un ciclo anual y monitoreos de la duración del acompañamiento en un grupo de hembras cautivas revelaron que la reproducción en la población de Isla Isabel es estacional (febrero a septiembre) y está ligada al fotoperiodo, que los ciclos de las hembras son asincrónicos y que la proporción operativa de sexos está fuertemente sesgada hacia los machos. Las hembras ponen de 1 a 5 huevos en cada evento reproductor y existe una correlación positiva entre la longitud hocico-cloaca de las hembras y su fecundidad. En cautiverio, los machos acompañan a las hembras en promedio durante 2.6 días y suspenden el acompañamiento en promedio 10 días antes de la oviposición.

A través de observaciones de parejas en acompañamiento y hembras solitarias en vida libre, combinadas con necropsias de las hembras en ambos grupos, hallé que el acompañamiento duraba de 1 a 2 días y que fueron los machos quienes acompañaron a las hembras, no viceversa. Todas las hembras acompañadas estaban a punto de ovular o sus óvulos acababan de ser fertilizados, mientras que las hembras solitarias estaban en distintas etapas del ciclo ovárico. Durante el acompañamiento, los machos acompañantes repelieron a otros machos y fueron notablemente dominantes, cortejaron y copularon de 1 a 3 veces con las hembras y fueron capaces de impedir una parte de los intentos de machos rivales por copular oportunamente con la hembra. En comparación con hembras solitarias cercanas a la ovulación, las hembras acompañadas enfrentaron menos conductas de hostigamiento de otros machos, pero no recibieron significativamente menos cópulas oportunistas, su probabilidad de ser depredadas no fue menor y sus oportunidades de forrajear no mejoraron significativamente. Estos resultados son consistentes con las hipótesis de que el acompañamiento sirve para que los machos tengan acceso a cópulas

cuando es más probable que éstas ocurran, copulen repetidamente e inseminen a las hembras más que otros machos y monopolicen el acceso a hembras fértiles. Por su parte, las hembras acompañadas podrían recibir cortejo post-copulatorio, oportunidades de copular con machos de alta calidad y suficientes espermatozoides para asegurar la fertilización.

Por último, en grupos cautivos de 3 machos y una hembra confiné al macho acompañante en su segundo día de acompañamiento (experimentales), mientras que en grupos semejantes no interferí con el acompañamiento del macho acompañante (controles). En apoyo de la hipótesis de custodia de pareja masculina, encontré que las hembras experimentales participaron en más cópulas extra-pareja y menos cópulas con el macho acompañante que las hembras control. Sin embargo, a pesar de haber copulado menos y de enfrentar las cópulas extra-pareja de su hembra, los machos acompañantes experimentales no engendraron una proporción de las nidadas significativamente menor que los machos control, lo que contradice la predicción clave de la hipótesis de custodia de pareja masculina (i.e. que el acompañamiento como custodia de pareja masculina protege la paternidad del macho acompañante).

Mi interpretación general de los datos obtenidos es que el acompañamiento cumple con varias funciones para las hembras (evaluación directa e indirecta de los machos, reducción del hostigamiento, acceso a cópulas y, posiblemente, mayores oportunidades para forrajear) y para los machos (monitoreo de la receptividad de las hembras y acceso a cópulas, maximización de la transferencia de semen, evitación de cópulas extra-pareja y, posiblemente, evaluación de las hembras). Por lo que se refiere a la función del acompañamiento como custodia de pareja masculina, ésta es apoyada por la evidencia conductual, pero no por la genética. En consecuencia, propongo que el acompañamiento es una respuesta masculina al control femenino de las fertilizaciones cuyos fines son: 1) adquirir un rol social que convence a la hembra de asignar al macho que lo ostenta una proporción de fertilizaciones en la puesta, 2) participar en la paternidad del mayor número de puestas posible y 3) reducir en lo posible las oportunidades de la hembra de obtener cópulas extra-pareja, incrementando la propia participación en la paternidad de las nidadas.

# **Capítulo 1**

## **Introducción General**

## I. El acompañamiento y sus posibles funciones

El tema central de esta tesis es la determinación de las funciones adaptativas del “acompañamiento”, *la conducta por la que animales adultos o cercanos a la madurez sexual se mantienen cerca de o en contacto físico con individuos adultos o cercanos a la madurez sexual del sexo opuesto por lapsos variables*. Este término, a diferencia de otros comúnmente empleados en la literatura (por ejemplo, “guardia”, “escolta” o “defensa”), es neutro respecto a quién dirige o recibe la conducta, así como a su función. Este patrón conductual es observado en múltiples taxa (ver las revisiones de Smith, 1984; Birkhead y Møller, 1992, 1998) pero, como veremos más adelante (*Capítulo 3*), generalmente se le ha atribuido un conjunto limitado de funciones y, con demasiada frecuencia, en ausencia de evidencia empírica adecuada. Un punto importante es que el acompañamiento entre dos o más individuos puede efectuarse de manera *activa* (es decir, realizando movimientos para mantenerse en la cercanía de otros individuos; por ejemplo, siguiéndolos cuando estos se desplazan) o *pasiva* (limitando los propios desplazamientos, evitando alejarse de los otros individuos). Si bien estas dos modalidades pueden tener implicaciones en cuanto a la función que el acompañamiento cumple para quien las ejecuta (por ejemplo, machos versus hembras), debe tenerse cuidado en suponer algún tipo de correlación entre la modalidad empleada y el valor adaptativo que el acompañamiento tiene para quien la emplea.

### ***Funciones del acompañamiento: beneficios para la supervivencia***

Existen numerosas hipótesis sobre la función del acompañamiento (descritas en el Cuadro 1 del *Capítulo 3*), la mayoría de las cuales no son mutuamente excluyentes. Dado que el acompañamiento es un elemento de la conducta social del sujeto, es probable que sus funciones (es decir, los beneficios para la adecuación del sujeto) se deriven de la forma en que otros individuos *responden* al acompañamiento. A su vez, estos últimos podrían obtener ventajas por ser acompañados, así que para ellos el acompañamiento podría implicar funciones distintas de las que tiene para el emisor.

El acompañamiento podría ser ventajoso para quienes participan en él en términos de un incremento en su probabilidad de supervivencia que, ulteriormente, aumentaría su probabilidad de reproducirse. Este sería el caso si, por ejemplo, el acompañamiento

redujera la probabilidad de que uno o ambos participantes fueran depredados o si, como resultado de éste, pudieran aumentar su tasa de ingesta. Por otra parte, el acompañamiento podría incidir directamente en el éxito reproductor de los individuos que participan en él, confiriéndoles ventajas en tres posibles escenarios: la competencia entre individuos del mismo sexo por parejas, el convencimiento de individuos del sexo opuesto para que acepten reproducirse con el individuo focal y la manipulación de individuos del sexo opuesto para que, en contra de sus intereses, se reproduzcan con el individuo focal o inviertan más recursos en las crías que con él pudieran producir. Estos escenarios complican la determinación de las funciones que el acompañamiento puede tener para individuos de uno y otro sexo y, en consecuencia, es conveniente analizarlos con un poco más de detalle.

### ***Selección sexual y sus mecanismos***

El concepto de selección sexual fue la explicación de Darwin (1859, 1871) para la aparente paradoja de que, en muchos organismos, los individuos de un sexo (generalmente los machos) mantienen rasgos extravagantes como colores, plumajes, ornamentos suntuosos o armas, a pesar de que dichos rasgos reducen la probabilidad de supervivencia de quien los porta. De acuerdo con Darwin, los poseedores de tales características reciben beneficios que superan sus costos en supervivencia, de tal manera que, generación tras generación, dejan más descendientes que los individuos carentes de ellas. En consecuencia, estos últimos se ven cada vez menos representados en la población y tarde o temprano desaparecen de la misma. En la visión de Darwin, los rasgos seleccionados sexualmente surgen por conferir ventajas en dos procesos o mecanismos posibles: *selección intra-sexual* (la competencia por parejas entre miembros del mismo sexo –generalmente los machos–) o *selección inter-sexual* (la elección que los miembros de uno de los sexos –generalmente las hembras– ejercen sobre los miembros del sexo contrario para aceptarlos como parejas sexuales y co-progenitores).

Inicialmente se argumentó que la razón fundamental de la dicotomía entre machos que compiten por las hembras y hembras que eligen de entre los machos es que, como resultado de la anisogamia, las hembras invierten más energía en la reproducción (produciendo grandes óvulos inmóviles) que los machos (que producen espermatozoides

pequeños y móviles; Trivers 1972). Esta diferencia inicial llevaría a que los machos pudieran incrementar su adecuación aumentando el número de sus parejas, mientras que las hembras sólo obtendrían un aumento marginal de su adecuación (si hubiera alguno) por aumentar el número de sus parejas (Bateman 1948).

Las aproximaciones de Trivers (1972) y Bateman (1948) fueron refinadas al tomarse en cuenta que, incluso en las mejores condiciones, las hembras generalmente se reproducen a una tasa considerablemente menor que los machos (en términos técnicos, su *tasa reproductora potencial* es menor; Clutton-Brock y Vincent, 1991; Clutton-Brock y Parker, 1992). Esto se debería a tres razones: (1) la maduración de los óvulos toma más tiempo que la producción de espermatozoides, (2) en especies de fecundación interna, las hembras suelen retener los huevos fecundados en el tracto reproductor por algún tiempo y (3) en especies con cuidado parental, lo habitual es que las hembras cuiden solas de la prole o procuren la mayor proporción de dicho cuidado. Como resultado de estas diferencias entre los sexos, en la mayoría de las especies los machos sólo requieren del tiempo necesario para producir un nuevo eyaculado y conseguir una nueva pareja para tener un nuevo evento reproductor, mientras que los ciclos reproductores femeninos (desde la producción de óvulos hasta la independencia de la progenie) son más prolongados. De este modo, los machos maximizan su adecuación al tener tantos hijos con tantas hembras como sea posible, mientras que las hembras lo hacen incrementando la probabilidad de que sus hijos sobrevivan para dejar descendencia. La idea de que el sexo con la tasa reproductora potencial más alta estaría sujeto a mayores presiones de selección sexual y, por ende, debería competir más intensamente por las parejas parecía ser una explicación lo suficientemente general como para incluir a los casos en que los machos procuran la mayor parte del cuidado parental: dado que las tasas reproductoras potenciales de los machos se ven limitadas por el cuidado de la prole y su tasa de desarrollo, en dichas especies son las hembras quienes compiten intensamente por parejas (Clutton-Brock y Vincent, 1991).

Recientemente se ha argumentado que lo que explica la diferencia entre los roles de los sexos no son sus respectivas tasas reproductoras potenciales, sino sus tasas reproductoras *reales* (Kokko y Jennions, 2003), pues el número de apareamientos en una población es el mismo para ambos sexos y, en consecuencia, la tasa de apareamiento promedio de los sexos también lo es. De acuerdo con esta nueva explicación, el hecho de



que en uno de los sexos haya un subconjunto de individuos que obtiene la mayoría de las parejas (ya sea por competencia intra-sexual o por elección de pareja) hace que, en comparación con el sexo contrario, dichos individuos sean escasos (“raros”). Los individuos raros tienen entonces *tasas reproductoras reales* más altas que el sexo contrario y enfrentan mayores presiones de selección sexual.

En la última década ha cobrado relevancia la noción de que los intereses de machos y hembras pueden estar en conflicto y que éste constituye un tercer mecanismo de selección sexual (conocido como “conflicto sexual”), alternativo a los mecanismos darwinianos de selección intra- e inter-sexual (Tregenza et al., 2006). Tanto las hembras como los machos están seleccionados para optimizar la relación entre el número de descendientes que dejan y los costos que tienen que pagar para hacerlo. Sin embargo, las rutas por las que ambos sexos optimizan dicha relación no necesariamente coinciden y, en consecuencia, los intereses de dos individuos que se reproducen se contraponen. De acuerdo con esta idea, habría ventajas selectivas para los individuos poseedores de rasgos que sesgaran el resultado del conflicto sexual en su favor, obligando a sus parejas a alterar sus procesos en formas que los benefician, aunque esto implique costos para ellas. A su vez, las parejas son seleccionadas para reducir o evitar dichos costos y como resultado, se produce una carrera de evolución antagonista en la que surgen adaptaciones y contra-adaptaciones en uno y otro sexo (Holland y Rice, 1998; Chapman et al., 2003).

En resumen, la selección sexual es la reproducción diferencial de los individuos dependiente de la magnitud de un subconjunto de rasgos en su fenotipo —los caracteres sexuales— y, en consecuencia, es un tipo particular de selección natural. La selección sexual puede actuar sobre características no morfológicas de los organismos, incluyendo aspectos de su fisiología y, como parte de ésta, de su conducta. Por otra parte, debe entenderse que la dicotomía entre la presencia o ausencia del rasgo en cuestión es una aproximación más bien simplista. En realidad, los rasgos bajo selección sexual no se encuentran únicamente ausentes o presentes, sino que suelen variar en magnitud a lo largo de un continuo cuyo límite máximo es aquel en el que los costos en supervivencia exceden cualquier beneficio reproductor. Así, es de esperar que rasgos de magnitud variable impliquen beneficios también variables.

### ***Funciones del acompañamiento en contextos de selección sexual***

Para ambos sexos, el acompañamiento podría tener funciones antes, durante y después de la cópula. Las hipótesis funcionales para el acompañamiento suelen incorporar en sus descripciones tanto los beneficios para los machos como para las hembras (véase el Cuadro 1, *Capítulo 3*). Esto es útil para comprender la forma en que el fenómeno puede tener funciones simultáneas para ambos sexos. Aun así, no debe perderse de vista que la selección natural actúa sobre los individuos a través del balance de costos y beneficios en adecuación que la conducta representa para ellos. Entender este balance individual requiere de analizar por separado las funciones que el acompañamiento puede cumplir para cada sexo.

### ***Posibles funciones del acompañamiento para los machos***

#### ***Competencia pre-cópula***

La selección sexual pre-cópula entre los machos ocurre en la forma de competencia por contiendas (*contest competition*), competencia por rebatiña (*scramble competition*) o competencia por resistencia (*endurance rivalry*) (véase la revisión de Andersson, 1994). En la competencia por contiendas, los machos se amenazan mutuamente y pelean entre sí directamente por las hembras o por recursos esenciales para ellas (por ejemplo, territorios o sitios de anidación). La competencia por rebatiña consiste en la búsqueda de hembras receptivas a fin de aparearse con ellas antes de que otros machos las encuentren. Por último, en la competencia por resistencia los machos compiten por mantenerse sexualmente activos durante la mayor cantidad de tiempo posible (por ejemplo, exhibiendo sus ornamentos en un sitio determinado o manteniendo la actividad gonadal a lo largo de la temporada de reproducción).

El acompañamiento podría cumplir funciones en los tres tipos de competencia. Los machos podrían acompañar a hembras vírgenes o que están por volverse receptivas en espera de que éstas accedan a aparearse, conteniendo agresivamente con machos rivales para repelerlos (lo que se conoce como custodia de pareja pre-cópula; Grafen y Ridley, 1983). En el contexto de la competencia por rebatiña, los machos podrían acompañar a las hembras por lapsos breves con el fin de monitorear su condición reproductora y evaluar qué tan cercanas están a la receptividad (por ejemplo, a través de señales químicas, visuales o

conductuales). Los machos podrían incluso acompañar a las hembras para inducir las a la receptividad con su cortejo (hipótesis de la “preparación” o *priming*; Olsson y Madsen, 1996; Bull, 2000). Finalmente, en el contexto de competencia por resistencia, los machos podrían mantener las condiciones fisiológicas necesarias para acompañar hembras (por ejemplo, niveles altos de andrógenos o tasas metabólicas elevadas) por el mayor tiempo posible, a fin de responder prontamente a la mayor cantidad posible de hembras receptivas durante la temporada reproductora.

### *Elección de hembras*

Dado que los apareamientos implican costos para los machos (es decir, consumen tiempo, reducen las probabilidades de encontrar nuevas parejas o agotan la reserva de espermatozoides) es de esperar que los machos sean selectivos respecto a las hembras con las que se aparean, escogiendo a las más fecundas o de mejor condición (e.g. Parker, 1970; Trivers, 1972; Rutowski, 1982; Forsberg, 1987). Por otra parte, los machos deberían evitar aquellas hembras que ya se hayan apareado, cuando la probabilidad de fertilizar alguno de sus óvulos en ese evento reproductor sea baja en comparación con la probabilidad de fertilizar los óvulos de otras hembras no apareadas (Schwagmeyer y Parker, 1990). En tales circunstancias, los machos podrían acompañar a las hembras el tiempo suficiente para evaluar aquellas características que señalan su fecundidad, su capacidad para cuidar de la prole o si han copulado recientemente.

### *Competencia post-cópula*

En gran variedad de organismos, la lucha entre los machos por los óvulos de las hembras continúa una vez que el apareamiento ha tenido lugar (Birkhead y Møller, 1998). Esta lucha se da en términos de competencia entre los eyaculados de varios machos por un juego de óvulos dado (por ejemplo, una puesta o una camada), lo que se conoce como competencia espermática (Parker, 1970). En animales de fertilización interna, esta competencia se da dentro del tracto reproductor de la hembra.

La competencia espermática ha resultado en la evolución de rasgos morfológicos, fisiológicos y conductuales cuya función es (1) reducir la probabilidad de fertilización de los óvulos por espermatozoides rivales o (2) aumentar la probabilidad de fertilización de los

propios espermatozoides. Entre las adaptaciones para disminuir la probabilidad de fertilización de los espermatozoides rivales están: (1) impedir físicamente las cópulas de la hembra con machos rivales (por ejemplo, acompañando o sujetando a la hembra, para repeler o bloquear a machos rivales); (2) impedir la receptividad de la hembra (por ejemplo, depositando en su tracto reproductor sustancias que suspenden la receptividad); (3) eliminar su atractivo para los machos rivales (por ejemplo, depositando en su tracto reproductor sustancias que advierten a otros machos que ella se ha apareado) y (4) impedir que los espermatozoides rivales que hayan sido o puedan ser depositados en el tracto reproductor de la hembra lleguen al sitio de fertilización (por ejemplo, removiendo físicamente los espermatozoides rivales o bloqueando su paso con tapones viscosos insertados en el tracto reproductor de la hembra). Los machos pueden aumentar la probabilidad de fertilización de sus propios espermatozoides (1) insertando más espermatozoides que sus rivales en el tracto reproductor de la hembra (por ejemplo, copulando repetidamente o depositando mayores cantidades de eyaculado en una misma cópula), (2) impidiendo que sus espermatozoides insertados en el tracto de la hembra sean removidos o expulsados (por ejemplo, también por medio de tapones copulatorios viscosos) y (3) influyendo en la fisiología de la hembra para que fertilice los óvulos con sus espermatozoides y no los de los rivales (por ejemplo, estimulando sensorialmente a la hembra [cortejo post-cópula] o depositando en su tracto reproductor sustancias que estimulan la ovulación).

En el contexto de la competencia espermática, el acompañamiento podría permitir a los machos: (1) repeler a los rivales e impedir que copulen con la hembra (custodia de pareja post-cópula; Birkhead y Møller, 1992; Alcock, 1994), (2) señalar con su presencia que la hembra se ha apareado, (3) vigilar la ocurrencia de cópulas con otros machos, a fin de remover inmediatamente sus eyaculados del tracto de la hembra o efectuar cópulas de retaliación, (4) copular repetidamente con la hembra para maximizar la transferencia de espermatozoides (carga de esperma, *sperm loading*; Dickinson, 1986; Alcock, 1994), (5) depositar tapones copulatorios en el tracto reproductor de la hembra (Alcock, 1994); (6) impedir que la hembra u otros machos remuevan sus tapones copulatorios (Sakaluk, 1991) y (7) cortejar post-cópula a la hembra (Eberhard, 1985, 1996).

### *Transferencia de componentes nutritivos del eyaculado*

En especies en las que los machos transfieren espermatozoides nutritivos voluminosos o alimento a las hembras los cuales incrementan la supervivencia de la prole, el acompañamiento podría proporcionar el tiempo necesario para proporcionar el alimento (antes o después de la cópula) o para transferir las estructuras con nutrientes una vez que ha concluido la inseminación (véase las revisiones de Andersson, 1994 y Alcock, 1994).

### ***Posibles funciones del acompañamiento para las hembras***

#### *Elección de pareja pre-cópula*

La elección de pareja es la selección que las hembras ejercen sobre los machos con base en sus atributos físicos (por ejemplo, tamaño, condición, ornamentos), los recursos que son capaces de defender y monopolizar (por ejemplo, territorios, fuentes de alimento y otros recursos escasos y cruciales o sitios de anidación) y sus despliegues conductuales. Las hembras exhiben sesgos (preferencias) en su elección de machos con el fin de obtener beneficios para ellas mismas (*beneficios directos*) o para su prole (*beneficios indirectos*).

Los beneficios directos consisten en la reducción por parte de los machos de amenazas, riesgos o costos que las hembras enfrentan (por ejemplo, la depredación, la agresión de co-específicos o el gasto energético en el cuidado de la prole), así como en recursos que los machos proporcionan o hacen disponibles para las hembras (por ejemplo, alimento, refugios, sitios de anidación). En todos estos casos, los beneficios directos incrementan la supervivencia y fecundidad de las hembras. Así, las hembras podrían preferir a machos acompañantes para dividir a la mitad su probabilidad de ser depredadas simplemente por mantenerse cerca de otra presa potencial (el macho acompañante) y podrían reducirla aún más si la conducta o las características del macho lo hicieran más conspicuo que ellas o si el macho mismo les advirtiera de la cercanía de depredadores (Martin, 1984; Gowaty y Plissner, 1987; Censky, 1997). Por otra parte, si los machos acompañantes repelen a machos hostigadores, las hembras podrían ver disminuidos sus costos por lesiones, cópulas y fertilizaciones no deseadas y el gasto energético de repeler ellas mismas a los hostigadores (Lumpkin et al., 1982; Censky, 1997). Además, las hembras podrían ver incrementada su fecundidad o supervivencia si, como parte del

acompañamiento, recibieran regalos de alimento del macho acompañante (por ejemplo, en la forma de espermatozoides nutritivos o alimento; ver la revisión de Thornhill y Alcock, 1983 y los trabajos de Nisbet, 1973, East, 1981 y Wiggins y Morris, 1986). Incluso sin proporcionar directamente alimento a las hembras, los machos acompañantes podrían permitirles dedicar más tiempo al forrajeo, al hacerse cargo de la vigilancia de depredadores y de repeler a otros machos (Censky, 1997).

Existen dos teorías principales respecto al modo en que las hembras reciben beneficios indirectos al elegir entre machos: procesos “fisherianos” (también conocidos como “desbocados”; *run-away processes*; Fisher, 1958) y mecanismos indicadores (*indicator mechanisms*; Andersson, 1994). Estas teorías no son necesariamente dicotómicas y se ha sugerido que los mecanismos que describen podrían actuar en concierto (Pomiankowski, 1987; Eshel et al., 2000). En el caso de los procesos fisherianos, las hembras tienen una preferencia inicial por un rasgo arbitrario de los machos. Si la preferencia femenina y el rasgo masculino varían y tienen una base heredable atribuible a un conjunto de genes que no segregan de manera independiente (desequilibrio de ligamiento), existen las condiciones para que se inicie un proceso evolutivo de retroalimentación positiva entre la preferencia y el rasgo. El proceso se mantiene precisamente porque los genes que subyacen a la preferencia y al rasgo se heredan juntos a la prole. Como resultado, tanto la preferencia como el rasgo evolucionan de manera desbocada, hasta el punto límite en que los costos del rasgo o de la preferencia exceden sus beneficios. En el caso de los mecanismos indicadores, ciertos rasgos señalarían aspectos de calidad (por ejemplo, capacidad de obtener recursos, sobrevivir o atraer parejas) heredable en los machos. En otras palabras, ciertas condiciones o la magnitud de dichos rasgos indicarían que el macho que los exhibe cuenta con “buenos genes” (es decir, el genotipo que da lugar a una alta calidad masculina). Si estos buenos genes se tradujeran en mayor supervivencia o éxito reproductor de las crías, habría ventajas selectivas para las hembras que prefirieran a los machos con los rasgos asociados. La calidad heredable de los machos podría relacionarse con su habilidad para el forrajeo o su vigor (hipótesis de publicidad verdadera, *truth in advertisement*; Kodrick-Brown y Brown, 1984), su capacidad general de afrontar los costos energéticos y de supervivencia de portar un rasgo elaborado (hipótesis

del principio de impedimento, *handicap principle*; Zahavi, 1975, 1977) o el poseer un genotipo complementario con el de la hembra (tal y como lo definen Zeh y Zeh, 2003).

Dado que el acompañamiento involucra la cercanía del macho, su función para las hembras podría ser generar una oportunidad para evaluar las características masculinas resultantes de un proceso fisheriano o indicadores de buenos genes. En ambos casos sería de esperar que durante el acompañamiento los machos exhibieran estructuras ornamentales o conductas de cortejo, o que emitieran cualquier otro tipo de información sensorial (por ejemplo, sonidos, olores o vibraciones) dirigida a las hembras. En el caso específico de señales indicadoras de la calidad de los macho, se esperaría la exhibición de estructuras reveladoras de la capacidad de forrajeo de estos (por ejemplo, parches de coloración basados en pigmentos carotenoides que los animales sólo puede obtener de su dieta; Endler, 1980, 1983; Kodric-Brown, 1985, 1989; Hill, 1990, 1991, 1992) o el despliegue de conductas correlacionadas positivamente con la condición del macho y su vigor (por ejemplo, “danzas” vigorosas, cantos o reducción en el forrajeo).

Las hembras también podrían acompañar activamente a sus parejas para evitar que se apareen con otras hembras, lo que podría resultar en la deserción de los machos o en una disminución de los beneficios directos recibidos por la hembra acompañante o su progenie (custodia de pareja femenina; Petrie, 1992; Petrie y Hunter, 1993; Hunter et al. 1993). Este es el caso en especies donde los machos poseen o defienden recursos cruciales para la reproducción que son escasos o donde la colaboración del macho es indispensable para criar a la prole (véase la revisión de Creighton, 2000, y sus referencias).

#### *Elección femenina post-cópula*

Del mismo modo en que la competencia entre machos puede prolongarse al lapso entre la cópula y la fertilización, es de esperar que en las hembras sean seleccionadas adaptaciones que les permitan ratificar o modificar su elección incluso después de haber sido inseminadas (Eberhard, 1996, 1998). Si la hembra decide modificar su elección de pareja tras la cópula puede buscar otros machos y copular con ellos o, en especies con almacenaje de esperma, echar mano de los espermatozoides obtenidos de cópulas pasadas. Las hembras pueden emplear múltiples mecanismos para sesgar la probabilidad de fertilización de un macho respecto a otro, independientemente del éxito relativo de cópula de cada macho. A

este fenómeno se le llama elección femenina críptica, en tanto que ocurre en el tracto reproductor de las hembras, oculta para el observador (ver revisión en Eberhard, 1996). Más aún, las hembras podrían corregir su elección de pareja incluso en etapas posteriores a la fertilización a través de la reabsorción de embriones, el aborto diferencial o la restricción diferencial del cuidado materno (Møller, 1998).

El acompañamiento podría cumplir con la función de extender el período de evaluación de la hembra incluso después de la primera inseminación. De ser este el caso, se esperaría que los machos acompañantes siguieran exhibiendo sus ornamentos o efectuando despliegues indicadores de su calidad y las hembras podrían confirmar su elección inicial otorgándoles nuevas cópulas. Más aún, las hembras podrían “elevar sus estándares” paulatinamente, de manera que cada nueva cópula requiriera de mayor intensidad en los despliegues del acompañante y un incremento en la estimulación proporcionada a la hembra.

Además, las hembras podrían participar en el acompañamiento para evaluar el cortejo post-copulatorio de los machos acompañantes (Eberhard, 1985, 1996). De acuerdo con esta idea, los machos acompañantes estimularían sensorialmente a las hembras después de inseminarlas, con el fin de desencadenar procesos fisiológicos femeninos que aumentarían su probabilidad de fertilizar los óvulos (por ejemplo, induciendo la ovulación o incrementando el transporte de espermatozoides al sitio de fertilización por el tracto reproductor de la hembra). La evaluación por parte de las hembras estaría dada por sus propios umbrales de estimulación requeridos para activar dichos procesos fisiológicos.

#### *Evaluación femenina indirecta*

Ciertos aspectos de la calidad de los machos pueden estar nula o pobremente correlacionados con sus atributos físicos o bien, dicha correlación podría variar en función del contexto ecológico individual del macho. Sin embargo, esos aspectos de la calidad masculina podrían ser heredables y repercutir de manera importante en la supervivencia y éxito reproductor de las crías. En semejantes circunstancias, habría ventajas para las hembras que evaluaran la calidad de los machos en los contextos relevantes y que fueran sensibles a cambios en dichos contextos.



Para ejemplificar el punto anterior, consideremos que en especies poco sociales o en las que los machos no defienden recursos o territorios, así como en poblaciones poco densas, las hembras podrían tener dificultades para evaluar qué tan dominante es un macho prospecto. Aún así, el grado de dominancia podría correlacionarse positivamente con la capacidad de un individuo para *adquirir* recursos clave como alimento y parejas y si este rasgo fuera heredable, las hembras se beneficiarían de adquirir genes correlacionados con la alta dominancia para sus crías. Si bien el grado de dominancia está correlacionado positivamente con el tamaño de los individuos, el resultado de las interacciones agresivas suele depender del tamaño relativo de los contendientes (Huntingford y Turner, 1987). Así, un macho pequeño respecto al promedio de la población pero más grande que todos sus vecinos podría ser el más dominante del área, mientras que un macho grande en un vecindario de machos aún mayores sería subordinado a todos ellos. En consecuencia, el tamaño de un macho por sí solo sería un indicador pobre de su grado de dominancia, de manera que a las hembras no les convendría simplemente aparearse con un macho grande sino cerciorarse de qué tan dominante es respecto a sus vecinos. Un modo de lograr esto último sería atestiguar las interacciones agonísticas entre machos prospectos y aparearse únicamente con los ganadores de las interacciones (Cox y LeBoeuf, 1977). De esta manera, la hembra ejercería una elección indirecta congruente con sus propios intereses, al dejar en manos de los machos la tarea de dirimir quién es el más dominante.

Al participar en el acompañamiento, las hembras podrían crear la oportunidad de atestiguar los encuentros agresivos entre los machos. Más aún, si son los machos quienes acompañan activamente, las hembras podrían incrementar la probabilidad de encuentros agonísticos entre el acompañante en turno y sus vecinos, simplemente visitando los ámbitos hogareños de tantos machos como sea posible.

### ***Costos del acompañamiento***

Incluso si el acompañamiento otorga beneficios en adecuación a quienes participan en él, también implica costos y es la relación entre los beneficios y los costos la que define el valor adaptativo del acompañamiento. Numerosos estudios se han enfocado en identificar los beneficios del acompañamiento (principalmente los derivados de su función como custodia de pareja para los machos). Sin embargo, pocos trabajos se han orientado a

determinar sus posibles costos (Alberts et al., 1996; Komdeur, 2001; Cooper y Vitt, 2002; Matsubara, 2003; Ancona-Martínez, 2005). Entre dichos costos podrían estar una reducción en la cantidad neta de energía adquirida por los participantes (ya sea por reducción de su tasa de ingesta o por un incremento en el gasto energético; ver revisión en Ancona-Martínez, 2005), un incremento en la probabilidad de depredación (Cooper y Vitt, 2002) y la pérdida de oportunidades para obtener apareamientos con parejas adicionales (Parker, 1978a; Yamamura, 1986, 1987; Sherman, 1989; Olsson et al., 1996; Fryer et al., 1999; véase las revisiones de Parker, 1978b y Alcock, 1994).

### ***Conflicto sexual***

En el caso del acompañamiento, existen varios escenarios potenciales de conflicto entre los intereses de los sexos que describiré a continuación (véase la revisión de Stockley, 1997).

### ***Cópulas con machos múltiples y acompañamiento masculino***

Las hembras podrían obtener beneficios de copular con varios machos y coleccionar su esperma, ya sea para promover la competencia espermática o para elegir entre ellos de manera críptica (véase la revisión de Jennions y Petrie, 2000 y sus referencias). En apoyo a esta idea, se ha observado que al copular con varios machos, las hembras pueden incrementar la viabilidad de su prole (Madsen et al., 1992; Olsson et al. 1994; Tregenza y Wedell, 1998; Keil y Sachser, 1998; Newcomer et al. 1999; Tregenza y Wedell, 2002). Sin embargo, dado que producir eyaculados representa costos (véase la revisión de Wedell et al., 2002), los machos deberían evitar copular superfluamente desde el punto de vista de sus propios intereses (es decir, evitar cópulas con probabilidad de fertilización baja o incierta; Schwagmeyer y Parker, 1990). Los machos podrían usar las fases tempranas del acompañamiento para evaluar si la hembra está próxima a ovular (prolongando el acompañamiento de ser así) o si ésta ya se ha apareado (evitando copular con ella y dejándola para buscar otra hembra). En contraparte, si las cópulas con machos múltiples son ventajosas para las hembras, a ellas les convendría ocultar la información sobre su condición de apareamiento, suprimiendo las señales de fertilidad o manteniéndose continuamente receptivas (Stockley, 1997). También podría haber conflictos entre el interés de las hembras por copular con diversos machos y el acompañamiento masculino empleado

como custodia de pareja post-cópula, para señalar a la hembra como apareada, para remover eyaculados rivales del tracto reproductor femenino o para impedir la remoción de sus tapones copulatorios. Además, el acompañamiento como custodia post-copulatoria de pareja masculina incrementa la probabilidad de depredación para las hembras (Arnqvist, 1989; Fairbairn, 1993; Rowe, 1994) y eleva el gasto energético de éstas al menos en una especie en que cargan a sus machos acompañantes (patinadores, *Gerris remigis*, Watson et al., 1998). Las hembras forcejean con los machos para suspender el acompañamiento y evitar dichos costos. Sin embargo, el forcejeo mismo es energéticamente costoso y, en consecuencia, las hembras son más proclives a forcejear cuando la densidad de machos y la cantidad de hostigamiento que reciben son bajas y forcejean menos cuando la densidad de machos es alta (Watson et al., 1998).

Por otra parte, a las hembras podría convenirles copular con distintos machos y mantener una determinada representación relativa o mezcla de los eyaculados de diversos machos en sus estructuras de almacenaje de esperma o en el sitio de fertilización de los óvulos, con el fin de diversificar genéticamente a su progenie (Yasui, 1998, 2001) y evitar dos tipos de riesgo: 1) que toda su progenie sea engendrada por un macho de baja calidad (Jennions y Petrie, 2000; Tregenza y Wedell, 2000; Zeh y Zeh, 2001) o 2) que toda la progenie sea engendrada por un macho inadaptado al ambiente que enfrentarán las crías (Watson, 1991; Yasui 1998). Como consecuencia, la progenie de las hembras tendría una menor varianza y una adecuación promedio geométrica mayor que si las hembras fueran monándricas (Yasui, 1998, 2001; Fox y Rauter, 2003). Existe evidencia de que las hembras poliándricas obtienen dichos beneficios en adecuación en al menos dos especies (Fox y Rauter, 2003; Sarhan y Kokko, 2007). Este interés reproductor de las hembras podría ser afectado negativamente por el acompañamiento masculino orientado a la custodia de pareja, las cópulas repetidas y la carga de esperma.

#### *Cortejo post-copulatorio*

El cortejo post-copulatorio asociado al acompañamiento podría ser una estrategia masculina para manipular la fisiología de la hembra e incrementar la probabilidad de fertilización de los espermatozoides del macho, por encima de los valores convenientes para la hembra. En consecuencia, las hembras podrían ser seleccionadas para mantenerse en acompañamiento

sólo lo suficiente como para obtener los beneficios derivados del mismo (p. ej., evaluar la calidad del macho o recibir la estimulación necesaria para ovular) y suspenderlo antes de incurrir en los costos por ser manipuladas. Este posible conflicto intersexual sobre la duración del cortejo post-copulatorio no ha sido estudiado.

#### *Beneficios directos, evaluación femenina y duración del acompañamiento*

Si las hembras obtienen beneficios directos del acompañamiento masculino o lo utilizan para evaluar la calidad de los machos, podría resultarles benéfico extender el acompañamiento lo más posible, ya sea antes de aceptar copular o después de la inseminación. Este parece ser el caso en el patinador, *Gerris buenoi*, insecto en el que las hembras controlan la duración del acompañamiento post-copulatorio (los machos se mantienen en tándem tras la cópula) sacudiéndose a los machos. Los machos acompañantes ofrecen un beneficio directo al reducir el acoso de otros machos sobre la hembra que acompañan (Rubenstein, 1984; Wilcox, 1984) y las hembras tardan más en suspender el acompañamiento cuando la densidad de machos y, por ende, los costos por acoso son altos que cuando son bajos (Rowe, 1992; también véase Watson et al., 1998 y sus referencias). En contraparte, dado que el acompañamiento representa costos para los machos en términos de gasto de energía, pérdida de apareamientos con otras hembras y probabilidad de ser depredados, estos deberían tratar de obtener los máximos beneficios en fertilización con el acompañamiento más corto posible (Komdeur, 2001; Low, 2006). En otras palabras, podría existir un conflicto entre machos y hembras respecto al número óptimo de cópulas por unidad de tiempo en acompañamiento.

Si las hembras emplearan el acompañamiento para evaluar indirectamente el vigor o la dominancia de los machos, podría ser ventajoso para ellas prolongarlo (por ejemplo, aumentando los lapsos entre cópulas) para presenciar tantos encuentros agonísticos como fuera posible, haciendo más rigurosa su evaluación. Sin embargo, los encuentros agresivos entrañan costos por lesiones y gasto energético para los machos, por lo que ellos obtendrían ventajas adaptativas en minimizar la duración del acompañamiento (y, por ende, la probabilidad de interacciones agresivas) y aumentar la tasa de cópulas con la hembra acompañada.

### *Seguro de fertilización y duración de acompañamiento*

Podría surgir un conflicto entre los sexos si el interés de las hembras fuera participar en el acompañamiento sólo el tiempo necesario para coleccionar esperma suficiente para asegurar la fertilización de sus óvulos (acompañamiento como seguro de fertilización; Parker, 1970, 1984), pero los machos maximizaran su probabilidad de fertilización prolongando el acompañamiento y aumentando el número de cópulas (Parker, 1970, 2006). En la práctica, es difícil determinar si la tasa de cópulas o la duración del acompañamiento post-copulatorio son óptimas para las hembras o para los machos (Parker, 2006). Esto podría dilucidarse en especies en las que las hembras exhiben algún tipo de conducta que suspende el acompañamiento (p. ej., forcejeos o huidas), pero no existen estudios al respecto.

## **II. El acompañamiento en saurios**

El estudio de la función del acompañamiento ha involucrado principalmente a diversas especies de aves e invertebrados (véase las revisiones de Birkhead y Møller, 1992, 1998, y Alcock, 1994), pero existe poca información cuantitativa respecto al acompañamiento en reptiles. El acompañamiento ha sido documentado en diversos saurios de las familias Lacertidae, Teiidae, Scincidae, Phrynosomatidae, Iguanidae y Chamaeleonidae, (revisión en Olsson y Madsen, 1998; Olsson y Shine, 1998; Marco y Pérez-Mellado, 1999; Cuadrado, 2001; How y Bull, 2002) y suele darse por sentado que su función es la custodia post-copulatoria de pareja masculina, aunque ni ésta ni otras hipótesis funcionales han sido puestas a prueba en saurios (pero véase Censky, 1995, 1997). Entre las hipótesis funcionales alternativas a la custodia de pareja en saurios están la presencia pasiva, la reducción del riesgo de depredación, la reducción del hostigamiento por machos, los beneficios energéticos para las hembras, el cortejo post-copulatorio y la carga de esperma.

### *Acompañamiento y sistemas de apareamiento sociales y genéticos en saurios*

Si bien los sistemas sociales de apareamiento de saurios cubren un amplio continuo que va de la monogamia hasta la promiscuidad (véase la revisión de Stamps, 1983), el patrón general del grupo es la poliginia (en una temporada reproductora los machos se aparean con

varias hembras; pero véase Bull, 1988, 2000, para dos ejemplos de monogamia social). Es posible identificar al menos tres tipos de sistemas de apareamiento poligínicos en los saurios: poliginia por defensa territorial, poliginia por defensa sucesiva de hembras individuales y leks. Como veremos, estos tipos de sistemas de apareamiento suelen relacionarse estrechamente con la filogenia del grupo y aspectos ecológicos como la dieta, la modalidad de forrajeo, la defensa de los ámbitos hogareños, e incluso el empleo de ciertos sentidos como el vómero-olfato (Stamps, 1977, 1983).

### *Poliginia por defensa territorial*

La poliginia por defensa territorial consiste en la adquisición y defensa de un área (territorio) por los machos, quienes de este modo controlan el acceso a recursos que atraen a las hembras (por ejemplo, alimento, refugios o sitios de anidación). En consecuencia, al defender un territorio junto con las hembras que se asientan en él, los machos adquieren un harem, cuyo tamaño varía en función de la abundancia y densidad de hembras pero que, sobre todo, está correlacionado positivamente con la calidad y disponibilidad de los recursos que las atraen. El sistema está basado en el hecho de que la habilidad de los machos en interacciones agonísticas intra-sexuales se traduce en sus probabilidades de adquirir un territorio y mantener uno más grande o que incluya más recursos (Trivers, 1976; Ruby, 1984; Hews, 1990). La poliginia por defensa territorial suele ocurrir en especies insectívoras generalistas que emboscan a sus presas (particularmente, en la familia Phrynosomatidae) y en especies herbívoras (familias Iguanidae y Agamidae; Stamps, 1983). En estas especies, suelen ser comunes los despliegues visuales detectables a distancia, tanto en contextos de defensa territorial como de cortejo.

La permanencia de las hembras en un área restringida y la defensa territorial de los machos dan lugar a la cercanía entre el macho y las hembras, lo que podría considerarse acompañamiento pasivo dependiendo de qué tan pequeños son los territorios de los machos y los ámbitos hogareños de sus hembras. Podría suponerse que la defensa territorial masculina haría innecesario el acompañar activamente a las hembras, pero existe evidencia de que en algunas especies los machos territoriales siguen a las hembras y se mantienen cerca de ellas después de copular (e.g. Salvador et al. 1995; revisión en Olsson y Madsen, 1998). Tradicionalmente, este acompañamiento ha sido interpretado como custodia post-

copulatoria de pareja y esta idea se ha visto reforzada por la ocurrencia de grados variables de paternidad múltiple dentro de una misma puesta (Abell, 1997; Bull et al., 1998; LeBas, 2001; Zamudio y Sinervo, 2001; Calsbeek et al., 2002). En general, la paternidad extra-pareja en hembras defendidas por machos territoriales se debe a cópulas entre dichas hembras y machos vecinos o “flotantes” que ingresan al territorio de los machos residentes (e.g. Abell, 1997; Zamudio y Sinervo, 2001; Calsbeek et al., 2002). Así, es evidente que la defensa territorial por sí sola no es suficiente para proteger la paternidad de los machos territoriales. Sin embargo, las descripciones de la conducta reproductora de saurios territoriales son demasiado faltas de detalle y escasas como para establecer qué tan extendido está el acompañamiento en saurios con poliginia por defensa territorial (véase la revisión de Olsson y Madsen, 1998) y si su ocurrencia coincide con porcentajes altos de paternidad múltiple por puesta.

Es de esperar que si el acompañamiento es una adaptación para enfrentar la competencia espermática (ya sea como custodia de pareja o carga de esperma), éste ocurra en poblaciones de saurios territoriales en las que las hembras tengan considerables oportunidades de copular con otros machos. Tal sería el caso en hábitats muy heterogéneos, donde la detección de machos intrusos se dificulta y las hembras pueden ocultarse para sostener cópulas extra-pareja, así como en hábitats en los que los recursos de interés para las hembras están muy dispersos y, en consecuencia, los machos tienen que patrullar y defender territorios muy amplios. El acompañamiento para enfrentar la competencia espermática también sería de esperarse en especies territoriales en las que los machos jóvenes o pequeños son sexualmente activos, pero recurren a tácticas reproductoras como deambular entre los territorios de machos mayores o mimetizarse con las hembras para obtener cópulas oportunistas (e.g. Abell, 1997; Wikelski et al., 2004). En ese mismo escenario, el acompañamiento podría reducir el hostigamiento de machos oportunistas sobre las hembras, en caso de que éste fuera costoso para ellas. Si las hembras dentro de un territorio son asincrónicas en sus ciclos reproductores, el acompañamiento podría permitir tanto al macho residente como a cada hembra que entre en receptividad acceder a todas las cópulas posibles con el fin de asegurar la fertilización. El cortejo post-copulatorio y la reducción del riesgo de depredación también son funciones posibles.

### *Poliginia por defensa sucesiva de hembras*

La poliginia por defensa sucesiva de hembras individuales consiste en la búsqueda y localización de hembras receptivas (o próximas a serlo), para defenderlas de machos rivales y monopolizarlas sexualmente (Barash, 1982; Davies, 1991). Así, en este sistema de apareamiento las hembras mismas son el recurso limitante para el éxito reproductor de los machos (Stamps, 1977; Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995). Como podrá apreciarse, el acompañamiento como custodia de pareja masculina es un supuesto y componente básico de este sistema de apareamiento.

Aún más fundamental es la asincronía entre los ciclos reproductores de las hembras (Censky, 1995; Cuadrado, 2001), la cual resulta en que rara vez haya más de una hembra receptiva de manera simultánea en el ámbito hogareño de un macho. Como resultado, un macho dominante y capaz de mantener el acompañamiento frente a sus rivales vecinos tiene buenas probabilidades de inseminar a muchas de las hembras presentes en su ámbito hogareño (Censky, 1995). La poliginia por defensa sucesiva de hembras basada en el acompañamiento masculino difícilmente podría evolucionar si los ciclos de las hembras fueran sincrónicos, puesto que acompañar a una hembra impediría a los machos aparearse con otras y maximizar su éxito reproductivo. En apoyo de esta idea, los modelos de Yamamura (1986, 1987) predicen que una estrategia de defensa sucesiva de hembras basada en la custodia post-copulatoria de pareja sólo resultaría ventajosa frente a la estrategia alternativa de no acompañar cuando (a) la proporción operativa de sexos (número de machos sexualmente activos entre número de hembras fértiles en un lapso dado; Emlen y Oring, 1977) está fuertemente sesgada hacia los machos (es decir, cuando las hembras receptivas son escasas y la competencia entre machos por ellas es más severa; este sería el caso en condiciones de asincronía reproductora femenina), (b) la eficiencia de búsqueda de hembras receptivas por los machos es alta, (c) cuando la densidad de población (es decir, la probabilidad de encuentros entre machos y hembras) es alta, (d) el período entre la cópula y la oviposición es corto (relevante en especies en las que las hembras se mantienen receptivas hasta la oviposición), (e) el tiempo de cópula es corto y (f) la proporción de espermatozoides rivales que un macho puede remover o desplazar del tracto femenino con cada cópula es muy alta (es decir, cuando el último macho en copular tiene grandes probabilidades de fertilizar todos los óvulos). Más aún, otros modelos teóricos sugieren que



cuando existe alta asincronía en la receptividad de las hembras, la defensa sucesiva de hembras basada en custodia de pareja es la única estrategia evolutivamente estable, en comparación con la ausencia de custodia o una estrategia mixta (Ims, 1988, 1989).

La poliginia por defensa sucesiva de hembras ha sido observada en varias especies de las familias Teiidae, Lacertidae, Scincidae y Chamaeleonidae (e.g. Carpenter, 1962; Cooper y Vitt, 1997; revisión en Olsson y Madsen, 1998 y sus referencias; Olsson y Shine, 1998; Marco y Pérez-Mellado, 1999; Cuadrado, 2001; Ancona-Martínez, 2005; Mendoza-Varela, 2006). Existen varios rasgos comunes a las especies de saurios que presentan este sistema de apareamiento (Stamps, 1977, 1983): se trata de lagartijas diurnas, no territoriales e insectívoras generalistas que buscan activamente a sus presas (forrajeo “activo” o “amplio”; Pianka, 1966) y dependen fuertemente de los sentidos químicos y la vista para obtener información del entorno y localizar a sus presas (Schwenk, 1993, 1995; Cooper, 1997) y, en el caso de los machos, para identificar y seguir el rastro de las hembras a las que acompañan (Olsson y Shine, 1998).

La poliginia por defensa sucesiva de hembras en saurios está fuertemente vinculada al modo de forrajeo activo. Se ha encontrado que los saurios de forrajeo activo tienen requerimientos energéticos elevados, que sólo pueden enfrentar buscando presas en ámbitos hogareños muy amplios (Verwajen & Van Damme, 2008 y sus referencias), los cuales no pueden ser defendidos efectivamente como territorios; en consecuencia, el forrajeo activo y la ausencia de territorialidad suelen ir de la mano (Stamps, 1977; Verwajen & Van Damme, 2008). Este vínculo entre la ecología trófica y el uso del espacio tiene a su vez implicaciones en la conducta reproductora: dado que las hembras se desplazan constantemente por amplias áreas, cualquier intento de los machos por monopolizarlas sexualmente o conferirles beneficios a través del acompañamiento implica seguirlas y acompañar a una sola hembra a la vez. Del mismo modo, si las hembras reciben y buscan beneficios del acompañamiento, deben seguir a los machos o permitir que estos las sigan.

Como hemos visto, se ha propuesto que la asincronía reproductora de las hembras es clave para la ocurrencia del acompañamiento y, en consecuencia, para la evolución de la poliginia por defensa sucesiva de hembras. Este es el caso en al menos dos especies de saurios no territoriales con forrajeo activo que presentan este sistema de acompañamiento (Olsson et al., 1996; Censky, 1995). Finalmente, la ocurrencia de paternidad múltiple en

especies poligínicas por defensa sucesiva de hembras (Gullberg et al. 1997; Lewis et al., 2000; Morrison et al., 2002; Olsson et al., 2005) es consistente con la hipótesis de custodia de pareja, pero también son factibles las hipótesis alternativas comentadas para las especies territoriales. Ninguna de estas hipótesis se ha puesto a prueba en lagartijas poligínicas por defensa sucesiva de hembras.

### *Leks*

Se ha observado que en la iguana marina *Amblyrhynchus cristatus* (Wikelski et al., 1996), los machos forman leks (véase Andersson, 1994 y sus referencias): agrupaciones durante la temporada reproductora en las que los machos defienden pequeños territorios que carecen de recursos, pero sirven como plataformas para hacer despliegues de cortejo. Las hembras acuden a los leks y visitan los territorios de varios machos antes de elegir con cuáles aparearse. En consecuencia, en estos sistemas no se espera que los machos acompañen a las hembras, puesto que ello implicaría abandonar el lek y perder oportunidades de apareamiento con otras hembras. Sin embargo, la formación de leks en las iguanas marinas parece ser facultativa y alternarse con la poliginia por defensa territorial (Olsson y Madsen, 1998), dependiendo de factores como la densidad de machos y la disponibilidad de buenos sitios para la termorregulación defendibles por los machos (Trillmich, 1983; Rauch, 1985; Wikelski et al. 1996).

### ***Fenotipos alternativos***

Los sistemas de apareamiento poligínicos implican competencia entre los machos para hacerse con los recursos que les permitan obtener apareamientos (ya sean territorios con recursos, sitios para hacer despliegues de cortejo o las mismas hembras receptivas). De este modo, por definición, existe un subconjunto de los machos que no cuenta con las características o condiciones para ganar las contiendas por dichos recursos (por ejemplo, porque son jóvenes o porque su tamaño, salud o estatus social es inferior). Se ha observado que estos machos “no competitivos” exhiben fenotipos morfológicos, fisiológicos y conductuales alternativos que les permiten obtener apareamientos y fertilizaciones por otras vías (“tácticas” o “estrategias” alternativas, dependiendo del autor; véase las revisiones y referencias de Taborsky, 1994, 1999; Skúlason y Smith, 1995; Gross, 1996; Smith y

Skúlason, 1996 y Brockmann, 2001). Existen diversas aproximaciones para categorizar y nombrar los fenotipos alternativos, dependiendo de su base genética, su dependencia de diversos aspectos de la condición de los organismos y su estabilidad durante el tiempo de vida de los individuos (véase la revisión de Brockmann, 2001 y sus referencias). Sin embargo, una clasificación sencilla permite distinguir entre los fenotipos alternativos que son irreversibles (fijos para toda la vida adulta del individuo) o reversibles (facultativos) y, entre estos últimos, aquellos que son simultáneos (cuando los individuos pueden cambiar de fenotipos y regresar al anterior en distintos momentos de su vida) o secuenciales (cuando los individuos cambian de fenotipo en un momento específico de su vida adulta; Brockmann, 2001 y sus referencias).

En el caso de diversos saurios, se ha observado que ciertos machos no contienden directamente con los machos defensores de recursos, sino que recurren a copular a hurtadillas con las hembras (*sneaking*), deambular sin defender territorios (nomadismo), mimetizarse anatómicamente y conductualmente con las hembras u obtener cópulas forzadas de las hembras (véase la revisión de Olsson y Madsen, 1998). Suele suponerse que los machos que exhiben estos fenotipos cambian al fenotipo de competencia por contiendas (que a veces incluye el acompañamiento de hembras) cuando alcanzan el tamaño o la condición necesaria (Olsson y Madsen, 1998), pero no existe evidencia fehaciente de ello. Por otra parte, existen ejemplos de la ocurrencia de dos o más fenotipos irreversibles en los machos adultos de una población, aparentemente como resultado de la exposición diferencial a andrógenos en el desarrollo temprano (Thompson et al., 1993; Hews et al., 1994; Stamps, 1994; Hews y Moore, 1996). No hay información de la ocurrencia de acompañamiento en alguno de estos fenotipos. Finalmente, en la lagartija *Uta stansburiana* se ha documentado la coexistencia de tres morfos de machos en la misma población, los cuales difieren en coloración y en las conductas que emplean para obtener parejas (defender territorios amplios con harems, territorios pequeños con una sola hembra o copular a hurtadillas) y tienen distintas bases genéticas (Sinervo y Lively, 1996).

### ***La familia Teiidae y el género Aspidoscelis***

La familia Teiidae está compuesta por 120 especies en 9 géneros que se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta el Norte de Argentina y Chile, incluyendo las islas del

Caribe (Haliday y Adler, 2007). Con excepción de dos especies herbívoras (Schall, 1983; Dearing y Schall, 1992, 1994), los teiidos son insectívoros o carnívoros cuyas altas tasas metabólicas requieren de una ingesta calórica elevada (Anderson y Karasov, 1981 y sus referencias). En concordancia, la mayoría de las especies buscan activamente a sus presas, empleando principalmente la vista y la quimio-recepción (olfato y vómero-olfato) y desplazándose por ámbitos hogareños extensos (Pianka, 1966; Regal, 1978; Magnusson et al., 1985; Anderson, 1986; Schwenk, 1993, 1995; Cooper, 1997). Como resultado, la defensa de los ámbitos hogareños resulta energéticamente ineficiente y, con excepción de una especie, los teiidos no son territoriales (véase la revisión en Stamps, 1977; Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995).

La reproducción en teiidos de zonas templadas suele ser estacional, mientras que en los teiidos tropicales va de continua a estacional (véase las referencias en el *Capítulo 2*). En general, los ciclos reproductores de machos y hembras suelen coincidir en el tiempo. En el caso de especies con reproducción estacional, las temporadas reproductoras duran de semanas a meses y durante éstas los machos producen espermatozoides de manera continua, mientras que los ciclos ováricos de las hembras suelen mostrar diversos grados de asincronía. Además, siguiendo el patrón de la mayoría de los saurios, las crías no reciben cuidados parentales tras la oviposición y los machos no hacen aportaciones directas de recursos a las crías. En consecuencia, es de esperar que en un día dado de la temporada reproductora haya más machos sexualmente activos que hembras fertilizables; es decir, que las proporciones operativas sexuales estén sesgadas hacia los machos.

Stamps (1983) propuso que las lagartijas que no son territoriales y tienen estrategias de forrajeo activo enfrentan menores presiones de selección intra-sexual que las especies territoriales con estrategias de emboscada o herbívoras y que esto explicaría que los teiidos exhiban menos dimorfismo sexual en tamaño que los iguánidos. Sin embargo, en la mayoría de los teiidos estudiados hay un claro patrón de dimorfismo en tamaño sesgado hacia los machos, el cual aumenta con el tamaño promedio de la especie (e.g. Fitch, 1981; Lewis, 1986; Anderson y Vitt, 1990; Vitt y Breitenbach, 1993). En teiidos, el tamaño de los machos se relaciona positivamente con su dominancia (Lewis y Saliva, 1987; Mendoza-Varela, 2006) y en interacciones agonísticas diádicas suele ganar el macho más grande (Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995; mis datos no publicados). Además, se ha sugerido

que la tasa de interacciones agonísticas entre machos podría ser tan alta como en lagartijas territoriales con forrajeo en emboscada (Anderson y Vitt, 1990).

Las hembras de teídos no parecen poseer estructuras de almacenaje de esperma (Cuéllar, 1966, 1968) y éste no se mantiene viable entre ovulaciones sucesivas (Newton y Trauth, 1992). Aún así, se ha documentado la paternidad múltiple en la misma nidada (Lewis et al., 2000), lo que indica que las hembras copulan con varios machos en el mismo evento reproductor. Existe evidencia de la ocurrencia de acompañamiento de una hembra por un macho durante la temporada reproductora en al menos tres especies de teídos (*Aspidoscelis sexlineata*, Carpenter, 1962; *Aspidoscelis tигра*, Anderson y Karasov, 1988; Anderson y Vitt, 1990; y *Ameiva plei*, Censky, 1995) y éste ocurre en al menos otras tres (*Aspidoscelis costata*, Ancona-Martínez, 2005; Mendoza-Varela, 2006; este estudio; *Aspidoscelis communis* y *Aspidoscelis sacki*, observaciones personales). La información conductual y sobre la condición reproductora de los teídos que han sido estudiados (*A. sexlineata*, Carpenter, 1962; *A. tигра*, Anderson y Vitt 1990; *A. plei*, Censky, 1995) indica que en estas especies ocurre la poliginia por defensa sucesiva de hembras. Así, se ha sugerido que el patrón de dimorfismo sexual en la familia (el cuerpo, cabeza y los músculos masticadores *-pterygo-mandibularis-* de los machos son más grandes que los de las hembras) resulta de las ventajas competitivas que confiere un tamaño grande al repeler a machos rivales durante el acompañamiento (Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995).

El género *Aspidoscelis* está compuesto por lagartijas de tamaño medio (no mayor a 20 centímetros de longitud hocico-cloaca). Aunque la sistemática del género está lejos de haber sido resuelta, existen más de 87 especies, que se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta el extremo noroeste de Costa Rica (Reeder et al., 2002). Las especies del género *Aspidoscelis* fueron separadas del género *Cnemidophorus* como resultado de un reciente estudio filogenético basado en evidencia molecular y morfológica (Reeder et al., 2002). Todas las especies de *Aspidoscelis* para las que se tienen datos son insectívoros generalistas con forrajeo activo y no son territoriales (Vitt y Breitenbach, 1993). Del mismo modo, todos los *Aspidoscelis* evitan a sus depredadores corriendo a gran velocidad. Esta estrategia de evasión de depredadores podría explicar que todas las especies del género tengan cuerpos fusiformes y esbeltos y fuertes musculaturas en las extremidades traseras. A su vez, la anatomía aerodinámica de los *Aspidoscelis* parece estar relacionada con el

pequeño tamaño y masa relativa de sus puestas, en comparación con especies de saurios que “se congelan” para evitar a los depredadores y que tienen nidadas más grandes en relación al tamaño de sus cuerpos (Vitt y Breitenbach, 1993). Al igual que en el resto de la familia Teiidae, en *Aspidoscelis* existe dimorfismo sexual en tamaño corporal sesgado a los machos (Anderson y Vitt, 1990). Además, en el género existe una tendencia general de dimorfismo sexual en diversos aspectos de la fisiología: los machos suelen exhibir velocidades de arranque de carrera, capacidades máximas de agotamiento, tasas metabólicas estándar y tasas de pérdida evaporativa de agua más altas que las hembras, incluso tras controlar el efecto del tamaño corporal (Cullum, 1998). La mayoría de las especies son sexuales (gonocóricas), pero existen 16 especies partenogenéticas estrictas, compuestas exclusivamente por hembras clonales que producen huevos viables sin necesidad de que sean fecundados (Darevsky et al., 1985).

#### ***La lagartija rayada, Aspidoscelis costata***

La lagartija rayada, cuichi o huico, *A. costata*, habita en selvas bajas y medianas, así como en matorrales de la costa central del Pacífico mexicano. La subespecie *A. costata huico* es común en la costa de los estados de Sinaloa, Nayarit y Jalisco, así como en Isla Isabel, Nayarit, donde es notablemente abundante. Se trata de una especie sexual de tamaño mediano (hasta 11 cm de longitud hocico-cloaca en los individuos más grandes), con una dieta generalista basada en toda clase de artrópodos, complementada de manera oportunista por otras presas y alimentos que busca activamente durante las horas de luz (en Isla Isabel, pequeños reptiles como geckos, *Hemidactylus frenatus* y *Phyllodactylus turcicus*, crías de su misma especie y de iguanas negras, *Ctenosaura pectinata*; huevos de su misma especie y de la lagartija espinosa, *Sceloporus clarkii*; e incluso carroña; observaciones personales). En Isla Isabel, las lagartijas rayadas son depredadas en sus madrigueras por dos depredadores de hábitos crepusculares: las culebras falso coralillo, *Lampropeltis triangulum nelsoni* (Rodríguez y Drummond, 2000), y las ratas de barco, *Rattus rattus*; y durante las horas del día por garrapateros pijuy, *Crotophaga sulcirostris*. Además, las lagartijas rayadas fueron presa de gatos ferales, *Felis domesticus*, por lo menos durante 80 años (Osorio-Beristain y Torres, 1992), hasta la erradicación de estos últimos en 1995 (Rodríguez et al., 2006).

En Isla Isabel, la longitud hocico-cloaca de los machos adultos es un 5% mayor que la de las hembras y, como en otros teiidos (e.g. Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995), las cabezas de los machos son significativamente más anchas (4.1%), altas (4.8%), largas (5.9%) y voluminosas (15.7%) que las de las hembras (controlando por el tamaño corporal; mis datos no publicados). Además existe dimorfismo sexual en coloración: los machos adultos tienen vientres de color azul a negro y regiones gulares de color rosa a rojo ladrillo, mientras que las hembras son de color blanco a amarillento en ambas zonas. Los colores de los machos se intensifican conforme estos aumentan en tamaño y, presumiblemente, en edad (observaciones personales). La región gular suele ser exhibida a las hembras durante el cortejo, mientras que ambas regiones son exhibidas a otros machos durante los encuentros agresivos.

Observaciones anecdóticas sugerían que el sistema de apareamiento social de las lagartijas rayadas es de poliginia por defensa sucesiva de hembras y que los patrones conductuales de acompañamiento y cortejo eran similares a los descritos para otras especies dentro de la familia y el género (A. Quijada, comunicación personal; observaciones personales). Sin embargo, hasta este estudio no se había descrito aspecto alguno de la reproducción o de los sistemas de apareamiento social y genético de la especie. Además, como parte del proyecto desarrollé algunos de los primeros marcadores moleculares nucleares para el género *Aspidoscelis* y los apliqué por primera vez al estudio del sistema de apareamiento genético de una de sus especies.

### **III. Hipótesis y objetivos**

La hipótesis central de esta tesis es que el acompañamiento de hembras por parte de los machos en la lagartija rayada cumple varias funciones, incluyendo la custodia post-copulatoria de pareja. Entre las funciones alternativas a la custodia de pareja se encuentran la reducción del riesgo de depredación tanto para los machos como para las hembras, la reducción del hostigamiento sexual de machos hacia las hembras, el aporte de beneficios energéticos de los machos a las hembras, la evaluación pre-copulatoria de pareja por machos y por hembras, el cortejo post-copulatorio por los machos, la elección de pareja

indirecta por parte de las hembras, el acceso a cópulas tanto para machos como para hembras y la carga de esperma.

El primer objetivo de la tesis fue describir un aspecto del sistema de apareamiento de la lagartija rayada: la relación entre el acompañamiento y el ciclo reproductor de las hembras (*Capítulo 2*). Dada la inexistencia de información sobre la reproducción de la especie, esta primera fase del trabajo implicó caracterizar aspectos básicos como los tamaños mínimos a la madurez sexual, la estacionalidad de la reproducción en la población de Isla Isabel, sus correlatos meteorológicos y la posible ocurrencia de varios eventos (indicados por la ocurrencia de acompañamientos) en una misma temporada para los machos y las hembras. Así mismo, obtuve una estimación gruesa de las oportunidades de apareamientos que los machos podrían perder al acompañar a una hembra receptiva (*Apéndice 2*). El segundo objetivo consistió en una descripción más detallada de la relación entre el acompañamiento y la condición reproductora de las hembras que participan en él, así como de las conductas asociadas al acompañamiento, a fin de inferir su grado de concordancia con las predicciones derivadas de varias hipótesis funcionales (*Capítulo 3*). El tercer objetivo fue emplear un enfoque experimental para poner a prueba, por primera vez en un reptil, las predicciones conductuales y genéticas derivadas de la hipótesis de que el acompañamiento funciona como custodia post-copulatoria de pareja (*Capítulo 4*).

### **Literatura citada (Introducción general)**

- Abell, A.J. 1997. Estimating paternity with spatial behaviour and DNA fingerprinting in the striped plateau lizard, *Sceloporus virgatus* (Phrynosomatidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41:217-226.
- Alberts, S.C., Altmann, J. y M.L. Wilson. 1996. Mate guarding constrains foraging activity in baboons. *Anim. Behav.* 51:1269-1277.
- Alcock J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. *Ann. Rev. Entomol.* 39:1-21.
- Ancona-Martínez, S. 2005. Costos energéticos del acompañamiento de hembras para los machos de la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.



- Anderson, R.A. 1986. Foraging behavior, energetics of reproduction, and sexual selection in a widely foraging lizard, *Cnemidophorus tigris*. Tesis doctoral. University of California, Los Angeles.
- Anderson, R.A. y L.J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84:145-157.
- Anderson, R.A. y W.H. Karasov. 1981. Contrasts in energy intake and expenditure in sit-and-wait and widely foraging lizards. *Oecologia* 49:67-72.
- Anderson, R.A. y W.H. Karasov. 1988. Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-acquisition mode. *Ecol. Monog.* 58:79-110.
- Andersson, M. 1994. Sexual selection. Princeton University Press, New Jersey.
- Andrén, C. 1985. Risk of predation in male and female adders, *Vipera berus* (Linee). *Amphibia-Reptilia* 6:203-206.
- Arnqvist, G. 1989. Multiple mating in a water strider: mutual benefits or intersexual conflict? *Anim. Behav.* 38:749-756.
- Barash, D.P. 1982. Sociobiology and behavior, 2<sup>nd</sup> edition. Elsevier, Nueva York.
- Bateman, A.J. 1948. Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.
- Beecher, M.D. y I.M. Beecher. 1979. Sociobiology of bank swallows: reproductive strategy of the male. *Science* 205:1282-1285.
- Birkhead, T.R. 1998. Sperm competition in birds: mechanisms and function. En: Birkhead, T.R. y A.P. Møller, eds. Sperm competition and sexual selection. Pp. 579-622. Academic Press, London.
- Birkhead, T.R. y A.P. Møller, eds. 1992. Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences. Academic Press, London.
- Birkhead, T.R. y A.P. Møller, eds. 1998. Sperm competition and sexual selection. Academic Press, London.
- Brockmann, H.J. 2001. The evolution of alternative strategies and tactics. *Adv. Study Behav.* 30:1-51.
- Bull, C.M. 1988. Mate fidelity in an Australian lizard *Trachydosaurus rugosus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 42:357-362.
- Bull, C.M. 2000. Monogamy in lizards. *Behav. Process.* 51:7-20.

- Bull, C.M., Cooper, S.J.B. y B.C. Baghurst. 1998. Social monogamy and extra-pair fertilization in an Australian lizard, *Tiliqua rugosa*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 44:63-72.
- Calsbeek, R., Alonzo, S.H., Zamudio, K. y B. Sinervo. 2002. Sexual selection and alternative mating behaviours generate demographic stochasticity in small populations. *Proc. R. Soc. Ser. B* 269:157-164.
- Carpenter, C.C. 1962. Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. *Am. Midl. Nat.* 67:132-151.
- Carpenter, C.C. y G.W. Ferguson. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. En: Gans C y Tinkle DW, eds. *Biology of the Reptilia. Ecology and Behavior A*. Vol. 7. Pp. 335-554. Academic Press, London.
- Censky, E.J. 1995. Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. *Behaviour* 132:529-557.
- Censky, E.J. 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40:221-225.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J. y L. Rowe. 2003. Sexual conflict. *Trends Ecol. Evol.* 18:41-47.
- Clutton-Brock, T.H. y A.C.J. Vincent. 1991. Sexual selection and the potential reproductive rates of males and females. *Nature* 351:58-60.
- Clutton-Brock, T.H. y G.A. Parker. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quart. Rev. Biol.* 67:437-456.
- Cooper, W.E. Jr. 1997. Correlated evolution of prey chemical discrimination with foraging, lingual morphology and vomeronasal chemoreceptor abundance in lizards. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41:257-265.
- Cooper, W.E. Jr. y L.J. Vitt. 1997. Maximizing male reproductive success in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): preliminary evidence for mate guarding, size-assortative pairing, and opportunistic extra-pair mating. *Amphibia-Reptilia* 18:59-73.
- Cooper, W.E. Jr., Vitt, L.J., Hedges, R. y R. Huey. 1990. Locomotor impairment and defense in gravid lizards (*Eumeces laticeps*): behavioral shift in activity may offset costs of reproduction in an active forager. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27:153-157.

- Cooper, W.E., Jr. y L.J. Vitt. 2002. Increased predation risk while mate guarding as a cost of reproduction for male broad-headed skinks (*Eumeces laticeps*). *Acta Ethol.* 5:19-23.
- Cox, C.R. y B.J. Le Boeuf. 1977. Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. *Am. Nat.* 111:317-335.
- Creighton, E. 2000. Female mate guarding: no evidence in a socially monogamous species. *Anim. Behav.* 59:201-207.
- Cuadrado, M. 2001. Mate guarding and social mating system in male common chameleons (*Chamaeleo chamaeleon*). *J. Zool. (Lond.)* 255:425-435.
- Cuéllar, O. 1966. Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. *J. Morphol.* 119:7-20.
- Cuéllar, O. 1968. Additional evidence for true parthenogenesis in lizards of the genus *Cnemidophorus*. *Herpetologica* 24:146-150.
- Cullum, A.J. 1998. Sexual dimorphism in physiological performance of whiptail lizards (Genus *Cnemidophorus*). *Physiol. Zool.* 71:541-552.
- Darevsky, I.S., Kupriyanova, L.A. y T. Uzzell. 1985. Parthenogenesis in reptiles. En: Gans, C. y F. Billet, eds. *Biology of the Reptilia*. Pp. 412-526. Wiley Interscience, Nueva York.
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. Murray, Londres.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. Murray, Londres.
- Davies, N.B. 1991. Mating systems. En: Krebs, J.R. y N.B. Davies, eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*, 2<sup>nd</sup> edition. Pp. 263-294. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Dearing, M.D. y J.J. Schall. 1992. Diet of the lizard *Cnemidophorus murinus*: testing models of optimal diet assembly by generalist herbivores. *Ecology* 73:845-858.
- Dearing, M.D. y J.J. Schall. 1994. Atypical reproduction and sexual dimorphism of the tropical Bonaire Island whiptail lizard, *Cnemidophorus murinus*. *Copeia* 3:760-766.
- Dickinson, J.L. 1986. Prolonged mating in the milkweed leaf beetle *Labidomera clivicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae): a test of the "sperm loading" hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 18:331-338.

- East, M.L. 1981. Aspects of courtship and parental care of the European robin *Erithacus rubecula*. *Ornis Scandinavica* 12:230-239.
- Eberhard, W.G. 1985. Sexual selection and animal genitalia. Harvard University Press, Harvard, Massachusetts.
- Eberhard, W.G. 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton: Princeton University Press.
- Eberhard, W.G. 1998. Female roles in sperm competition. En: Birkhead, T.R. and Møller, A.P., eds. Sperm competition and sexual selection. London: Academic Press. p. 91-116.
- Emlen, S.T. y L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Endler, J.A. 1980. Natural selection on color patterns in *Poecilia reticulata*. *Evolution* 34:76-91.
- Endler, J.A. 1983. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. *Environ. Biol. Fishes.* 9:173-190.
- Eshel, I., Volivik, I. y E. Sansone. 2000. On Fisher-Zahavi's handicapped sexy son. *Evol. Ecol. Res.* 2:509-523.
- Fairbairn, D. 1993. Costs of loading associated with mate-carrying in the water strider, *Gerris remigis*. *Behav. Ecol.* 4:224-231.
- Fisher, R.A. 1958. The genetical theory of natural selection. Dover, Nueva York.
- Fitch, H.S. 1981. Sexual size differences in reptiles. *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Misc. Publ.* 70:1-72.
- Forsberg, J. 1987. A model for male mate discrimination in butterflies. *Oikos* 49: 46-54.
- Fox, C.W. y C.M. Rauter. 2003. Bet-hedging and the evolution of multiple mating. *Evol. Ecol. Res.* 5:273-286.
- Fryer, T., Cannings, C. y G.T. Vickers. 1999. Sperm competition II. Post-copulatory guarding. *J. theor. Biol.* 197:343-360.
- Gardner, M.G., Bull, C.M. y S.J.B. Cooper. 2002. High levels of genetic monogamy in the group-living Australian lizard *Egernia stokesii*. *Mol. Ecol.* 11:1787-1794.

- Gowaty, P.A. y J.H. Plissner. 1987. Association of male and female American robins (*Turdus migratorius*) during the breeding season: paternity assurance by sexual access or mate guarding? *Willson Bull.* 99:56-62.
- Grafen, A. y M. Ridley. 1983. A model of mate guarding. *J. theor. Biol.* 102:549-567.
- Gross, M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within the sexes. *Trends Ecol. Evol.* 11:92-97.
- Gullberg, A., Olsson, M. y H. Tegelström. 1997. Male mating success, reproductive success and multiple paternity in a natural population of sand lizards: behavioral and molecular genetics data. *Mol. Ecol.* 6:105-112.
- Halliday, T. y K. Adler. 2007. *La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles*. LIBSA, Madrid.
- Hews, D.K. 1990. Examining hypotheses generated by field measures of sexual selection of male lizards, *Uta palmeri*. *Evolution* 44: 1956-1966.
- Hews, D.K. y M.C. Moore. 1996. A critical period for the organization of alternative male phenotypes of tree lizards by exogenous testosterone. *Physiol. Behav.* 60:425-429.
- Hews, D.K., Knapp, R. y M.C. Moore. 1994. Early exposure to androgens affects adult expression of alternative male phenotypes in tree lizards. *Horm. Behav.* 28:96-115.
- Hill, G.E. 1992. Proximate basis of variation in carotenoid pigmentation in male house finches. *Auk* 109:1-12.
- Hill, G.E. 1990. Female house finches prefer colourful males: Sexual selection for a condition dependent trait. *Anim. Behav.* 40:563-572.
- Hill, G.E. 1991. Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350:337-339.
- Holland, B. y W.R. Rice. 1998. Chase-away sexual selection: antagonistic reduction versus resistance. *Evolution* 52:1-7.
- How, T.L. y Bull C.M. 2002. Reunion vigour: an experimental test of the mate guarding hypothesis in the monogamous sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*). *J. Zool. (Lond.)* 257:333-338.
- Hunter, F.M., Petrie, M., Otronen, M., Birkhead, T.R. y A.P. Møller. 1993. Why do females copulate repeatedly with one male? *Trends Ecol. Evol.* 8:21-26.
- Huntingford, F. y A. Turner. 1987. *Animal conflict*. Chapman and Hall, Londres.

- Ims, R.A. 1988. The potential for sexual selection in males: effect of sex ratio and spatiotemporal distribution of receptive females. *Evol. Ecol.* 2: 338-352.
- Ims, R.A. 1990. The ecology and evolution of reproductive asynchrony. *Trends Ecol. Evol.* 5: 135-140.
- Jennions, M.D. y M. Petrie. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* 75:21-64.
- Keil, A. y N. Sachser. 1998. Reproductive benefits from female promiscuous mating in a small mammal. *Ethology* 104:897-903.
- Kodric-Brown, A. 1985. Female preferences and sexual selection for male coloration in the guppy. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 17: 199-205.
- Kodric-Brown, A. 1989. Dietary carotenoids and male mating success in the guppy: An environmental component to female choice. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 25:393-401.
- Kodric-Brown, A. y J.H. Brown. 1984. Truth in advertising: the kinds of ornaments favored by sexual selection. *Am. Nat.* 124:309-323.
- Kokko, H. y M. Jennions. 2003. It takes two to tango. *Trends Ecol. Evol.* 18:103-104.
- Komdeur, J. 2001. Mate guarding in the Seychelles warbler is energetically costly and adjusted to paternity risk. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* 268-2103-2111.
- LeBas, N.R. 2001. Microsatellite determination of male reproductive success in a natural population of the territorial ornate dragon lizard, *Ctenophorus ornatus*. *Mol. Ecol.* 10:193-203.
- Lewis, A.R. 1986. Body size and growth in two populations of the Puerto Rican ground lizard (Teiidae). *J. Herpetol.* 20:190-195.
- Lewis, A.R. y J.E. Saliva. 1987. Effects of site and sex on home range, dominante and activity budgets in *Ameiva exsul* (Lacertilia: Teiidae). *Herpetologica* 43:374-383.
- Lewis, A.R., Tirado, G. y J. Sepúlveda. 2000. Body size and paternity in a teiid lizard (*Ameiva exsul*). *J. Herpetol.* 34:110-120.
- Low, M. 2006. The energetic cost of mate guarding is correlated with territorial intrusions in the New Zealand stitchbird. *Behav. Ecol.* 17:270-276.
- Lumpkin, S., Kessel, K., Zenone, P.G. y C.J. Erickson. 1982. Proximity between the sexes in ring doves: social bonds or surveillance? *Anim. Behav.* 30:506-513.

- Madsen, T., Shine, R. Loman, J. y T. H◊kasson. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature* 355:440-441.
- Magnussen, W.E., De Paiva, L.J., Da Rocha, R.M., Franke, C.R., Kasper, L.A. y A.P. Lima. 1985. The correlates of foraging mode in a community of lizards. *Herpetologica* 41:324-332.
- Marco, A. y V. Pérez-Mellado. 1999. Mate guarding, intrasexual competition and mating success in males of the non-territorial lizard *Lacerta schreiberi*. *Ethol. Ecol. Evol.* 11:279-286.
- Martin, K. 1984. Reproductive defence priorities of male willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*): enhancing mate survival or extending paternity options?. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16:57-63.
- Matsubara, M. 2003. Costs of mate guarding and opportunistic mating among wild male Japanese macaques. *Int. J. Primatol.* 24:1057-1075.
- Mendoza-Varela, E.L. 2006. Riesgo de competencia espermática y gasto en eyaculado en la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Møller, A.P. 1998. Sperm competition and sexual selection. En: Birkhead, T.R. y A.P. Møller, eds. *Sperm competition and sexual selection*. Pp. 55-90. Academic Press: London.
- Morrison, S.F., Keogh, J.S. y I.A.W. Scott. 2002. Molecular determination of paternity in a natural population of the multiply mating polygynous lizard *Eulamprus heatwolei*. *Mol. Ecol.* 11:535-545.
- Newcomer, S.D., Zeh, J.A. y D.W. Zeh. 1999. Genetic benefits enhance the reproductive success of polyandrous females. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96:10236-10241.
- Newton, W.D. y S.E. Trauth. 1992. Ultrastructure of the spermatozoon of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 48:330-343.
- Nisbet, I.C.T. 1973. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in common terns. *Nature* 241:141-142.
- Olsson, M. 1993. Contest success and mate guarding in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim. Behav.* 46:408-409.

- Olsson, M. y T. Madsen. 1996. Costs of mating with infertile males select for late emergence in female *Lacerta agilis*. *Copeia* 1996:462-464.
- Olsson, M. y T. Madsen. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. En: Birkhead, T.R. y A.P. Møller, eds. Sperm competition and sexual selection. Pp. 503-577. Academic Press: London.
- Olsson, M. y R. Shine. 1998. Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43:359-363.
- Olsson, M., Gullberg, A., Tegelström, H., Madsen, T. y R. Shine. 1994. Can female adders multiply? *Nature* 369:528.
- Olsson, M., Gullberg, A. y H. Tegelström. 1996. Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour* 133:367-386.
- Olsson, M., Ujvari, B., Wapstra, E., Madsen, T., Shine, R. y S. Bensch. 2005. Does mate guarding prevent rival mating in snow skinks? A test using AFLP. *Herpetologica*. 61:389-394.
- Osorio-Beristain, M. y R. Torres. 1992. Depredación de reptiles por gatos domésticos introducidos en Isla Isabel, Nayarit. *Bol. Soc. Herpetol. Mex.* 4:10-12.
- Parker, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45:525-567.
- Parker, G.A. 1978a. Evolution of competitive mate searching. *Ann. Rev. Entomol.* 23:173-196.
- Parker, G.A. 1978b. Searching for mates. En: Krebs, J.R. y N.B. Davies, eds. *Behavioural ecology: an evolutionary approach*. Pp. 214-244. Blackwell Scientific Publications: Oxford.
- Parker, G.A. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies. En: Smith R.L., ed. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Pp. 1-60. Academic Press: London.
- Parker, G.A. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 361:235-259.
- Petrie, M. 1992. Copulation frequencies in birds: why do females copulate more than once with the same male? *Anim. Behav.* 44:790-792.



- Petrie, M. y F.M. Hunter. 1993. Intraspecific variation in courtship and copulation frequency: an effect of mismatch in partner attractiveness. *Behaviour*. 127:265-277.
- Petrie, M., Doums, C. y A.P. Møller. 1998. The degree of extra-pair paternity increases with genetic variability. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 95:9390-9395.
- Pianka, E. 1966. Convexity, desert lizards, and spatial heterogeneity. *Ecology* 47:1055-1059.
- Pomiankowski, A. 1987. The handicap principle does work – sometimes. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B* 231:123-145.
- Rauch, N. 1985. Female habitat choice as a determinant of the reproductive success of the territorial male marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16:125-134.
- Reeder, T.W., Cole, C.J. y H.C. Dessauer. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata:Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *Am. Mus. Nov.* 3365:1-61.
- Regal, P.J. 1978. Behavioral differences between reptiles and mammals: an analysis of activity and mental capacities. En: Greenberg, N. y P.D. MacLean, eds. *Behavior and Neurology of Lizards*. Pp. 183-202. National Institute of Mental Health, Rockville, Maryland.
- Rodríguez, M. C. y H. Drummond. 2000. Exploitation of avian nestlings and lizards by insular milksnakes, *Lampropeltis triangulum*. *J. Herpetol.* 34:139-142.
- Rodríguez, C., Torres, R. y H. Drummond. 2006. Eradicating introduced mammals from a forested tropical island. *Biol. Conserv.* 130:98-105.
- Rowe, L. 1992. Convenience polyandry in a water strider: foraging conflicts and female control of copulation frequency and guarding duration. *Anim. Behav.* 44:189-202.
- Rowe, L. 1994. The costs of mating and mate choice in water striders. *Anim. Behav.* 48:1049-1056.
- Rubenstein, D.J. 1984. Resource acquisition and alternative mating strategies in water striders. *Am. Zool.* 24:345-353.
- Ruby, D.E. 1984. Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Herpetologica* 40:272-280.

- Rutowski, R.L. 1982. Mate choice and lepidopteran mating behavior. *Florida Entomol.* 65:72-82.
- Sakaluk, S.K. 1991. Post-copulatory mate guarding in decorated crickets. *Anim. Behav.* 41:207-216.
- Salvador, A., Martin, J. y P López. 1995. Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards, *Psammmodromus algirus*. *Behav. Ecol.* 6: 382-387.
- Sarhan, A. y H. Kokko. 2007. Multiple mating in the Glanville fritillary butterfly: a case of within-generation bet hedging? *Evolution.* 61:606-616.
- Schall, J.J. 1983. Small clutch size in a tropical whiptail lizard (*Cnemidophorus arubensis*). *J. Herpetol.* 17:406-408.
- Schwagmeyer, P.L. y G.A. Parker. 1990. Male mate choice as predicted by sperm competition in thirteen-lined squirrels. *Nature* 348:62-64.
- Schwenk, K. 1993. The evolution of chemoreception in squamate reptiles: a phylogenetic approach. *Brain Behav. Evol.* 41: 124-137.
- Schwenk, K. 1995. Of tongues and noses: chemoreception in lizards and snakes. *Trends Ecol. Evol.* 10:7-12.
- Sherman, P. 1989. Mate guarding as paternity insurance in Idaho ground squirrels. *Nature* 338:418-420.
- Shine, R. 1980. "Costs" of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46, 92-100.
- Sinervo, B. y C.M. Lively. 1996. The rock-paper-scissors game and the evolution of alternative male strategies. *Nature* 380:240-243.
- Skúlason, S. y T.B. Smith. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 10:366-370.
- Smith RL (editor). 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating systems. London: Academic Press.
- Smith, T.B. y S. Skúlason. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fish, amphibians and birds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27:111-134.
- Stamps, J. A. 1977. Social behavior and spacing patterns in lizards. En: Gans, C. y D.W. Tinkle, eds. *Biology of the Reptilia. Ecology and Behavior A. Vol. 7.* Pp. 265-334. Academic Press: London.

- Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. En: Huey, R.B., Pianka, E.R. y Schoener, T.W., eds. *Lizard Ecology*. Pp. 169-204. Harvard University Press: Cambridge.
- Stamps, J.A. 1994. Early hormones and the development of phenotypic variation in tree lizards. *Trends Ecol. Evol.* 9:311-312.
- Stockley, P. 1997. Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends Ecol. Evol.* 12:154-159.
- Taborsky, M. 1994. Sneakers, satellites and helpers: Parasitic and cooperative behavior in fish reproduction. *Adv. Study Behav.* 23:1-100.
- Taborsky, M. 1999. Sperm competition in fish: "Bourgeois" males and parasitic spawning. *Trends Ecol. Evol.* 13:222-227.
- Thompson, C.W., Moore, I.T. y M.C. Moore. 1993. Social, environmental and genetic factors in the ontogeny of phenotypic differentiation in a lizard with alternative male reproductive strategies. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 33:137-146.
- Thornhill, R. y J. Alcock. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge: Massachussets.
- Tregenza, T. y N. Wedell. 1998. Benefits of multiple mates in the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Evolution* 52:1726-1730.
- Tregenza, T. y N. Wedell. 2000. Genetic compatibility, mate choice and patterns of parentage: invited review. *Mol. Ecol.* 9:1013-1027.
- Tregenza, T. y N. Wedell. 2002. Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature* 415:71-73.
- Tregenza, T., Wedell, N. y T. Chapman. 2006. Introduction. Sexual conflict: a new paradigm? *Phil. Trans. R. Soc. B.* 361:229-234.
- Trillmich, K.G.K. 1983. The mating system of the marine iguana (*Amblyrhynchus cristatus*). *Z. Tierpsychol.* 63:141-172.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. En: B.Campbell, ed. *Sexual selection and the descent of man, 1871-1971*, Pp. 136-179. Heinemann: Londres.
- Trivers, R.L. 1976. Sexual selection and resource-accurring abilities in *Anolis garmani*. *Evolution* 30:253-269.

- Verwajen, D. y R. Van Damme. 2008. Wide home ranges for widely foraging lizards. *Zoology* 111:37-47.
- Vitt, L.J. y G.L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). In J.W. Wright and L.J. Vitt (eds.) *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*, pp. 211-243. Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman.
- Watson, P.J. 1991. Multiple paternity as genetic bet-hedging in female sierra dome spiders, *Linyphia litigiosa* (Linyphiidae). *Anim. Behav.* 55:387-403.
- Watson, P.J., Arnqvist, G. y R.R. Stallmann. 1998. Sexual conflict and the energetic costs of mating and mate choice in water striders. *Am. Nat.* 151:46-58.
- Wedell, N., Gage, M.J.G. y G.A. Parker. 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends Ecol. Evol.*
- Wiggins, D.A. y R.D. Morris. 1986. Criteria for female choice of mates: courtship feeding and parental care in the common tern. *Am. Nat.* 128:126-129.
- Wikelski, M., Carbone, C. y F. Trillmich. 1996. Lekking in marine iguanas: female grouping and male strategies. *Anim. Behav.* 52:581-596.
- Wikelski, M., Steiger, S.S., Gall, B. & K.N. Nelson. 2004. Sex, drugs, and mating role: testosterone-induced phenotype-switching in Galapagos marine iguanas. *Behav. Ecol.* 16:260-268.
- Wilcox, R.S. 1984. Male copulatory guarding enhances female foraging in a water strider. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 15:171-174.
- Yamamura, N. 1986. An evolutionary stable strategy (ESS) model of post-copulatory guarding in insects. *Theor. Pop. Biol.* 29:438-455.
- Yamamura, N. 1987. Evolutionarily stable strategy (ESS) models of copulation and mate guarding. En Y. Itô, J.L. Brown y J. Kikkawa, eds. *Animal societies: theories and facts*, Pp. 197-211. Japan Scientific Society Press: Tokyo.
- Yasui Y. 1998. The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends Ecol. Evol.* 13:246-250.
- Yasui Y. 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecol. Res.* 16:605-616.
- Zahavi, A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. *J. theor. Biol.* 53:205-214.

- Zahavi, A. 1977. The cost of honesty. *J. theor. Biol.* 67:603-605.
- Zamudio, K.R. y B. Sinervo. 2001. Polygyny, mate guarding, and posthumous fertilization as alternative mating strategies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 47:14427-14432.
- Zeh, J.A. y D.W. Zeh. 2001. Reproductive mode and the genetic benefits of polyandry. *Anim. Behav.* 61:1051-1063.
- Zeh, J.A. y D.W. Zeh. 2003. Toward a new sexual selection paradigm: polyandry, conflict and incompatibility. *Ethology* 109:929-950.

## **Capítulo 2**

### **Relaciones entre el ciclo reproductor y el acompañamiento en la lagartija rayada**

Zaldívar-Rae, J., Drummond, H., Manríquez-Morán, N.L., Ancona-Martínez, S., Méndez de la Cruz, F.R. (2008) Seasonal breeding in the Western Mexican whiptail lizard *Aspidoscelis costata* on Isla Isabel, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 53(2):175-184.

SEASONAL BREEDING IN THE WESTERN MEXICAN WHIPTAIL LIZARD  
*ASPIDOSCELIS COSTATA* ON ISLA ISABEL, NAYARIT, MEXICO

JAIME ZALDÍVAR-RAE,\* HUGH DRUMMOND, SERGIO ANCONA-MARTÍNEZ, NORMA L.  
 MANRÍQUEZ-MORÁN, AND FAUSTO R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ

*Laboratorio de Conducta Animal, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal  
 70-275, C.P. 04510, Coyoacán, México, D.F., México (JZR, HD, SAM)*

*Laboratorio de Herpetología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-  
 153, C.P. 04510, Coyoacán, México, D.F., México (NLM-M, FRM-D)*

\*Correspondent: zaldivar@miranda.ecologia.unam.mx

**ABSTRACT**—Timing of sexual activity by males and females is a critical aspect of mating systems. We analyzed whether reproduction in western Mexican whiptail lizards, *Aspidoscelis costata*, on a tropical Pacific island in Mexico is seasonal or continuous, and whether it is linked to certain meteorological factors. Macroscopic and microscopic analyses of monthly samples of gonads showed that reproductive cycles of males and females were seasonal (February–September) and significantly associated with day length. Necropsies did not evidence an overlap between successive reproductive events in females. However, our observations of free-ranging females showed that 35% of them were accompanied by males >1 time/season, with intervals between accompaniments of 14–31 days. In addition, observations of captive females and males revealed that accompaniment lasted 2–5 days, seemingly coincided with female receptivity and was broken 8–12 days before egg-laying. Repeated accompaniment by males suggests females have successive reproductive events within a season.

**RESUMEN**—El patrón temporal de actividad sexual de machos y hembras es un aspecto crucial de los sistemas de apareamiento. Analizamos si la reproducción de la lagartija rayada, *Aspidoscelis costata*, de una isla tropical del Pacífico mexicano es estacional o continua y si está relacionada con algunos factores meteorológicos. Análisis macro y microscópicos de las gónadas de muestras mensuales de especímenes mostraron que los ciclos reproductivos de machos y hembras son estacionales (febrero a septiembre) y que están asociados significativamente a la duración del día. Las necropsias no evidenciaron solapamiento entre eventos reproductores sucesivos en las hembras. Sin embargo, nuestras observaciones de hembras libres mostraron que por lo menos 35% de éstas estuvieron acompañadas por machos >1 vez en la misma temporada, con intervalos de 14 a 31 días entre acompañamientos. Además, nuestras observaciones de hembras en cautiverio revelaron que el acompañamiento duraba de 2 a 5 días, aparentemente coincidía con la receptividad de las hembras, y se disolvía de 8 a 12 días antes de la oviposición. Así, los acompañamientos repetidos sugieren que las hembras tienen varios eventos reproductores sucesivos en una temporada.

Timing of reproductive activity in tropical squamates has been linked to rainfall (e.g., Cruz et al., 1999), day length (e.g., Rodríguez-Ramírez and Lewis, 1991; Censky, 1995a), water availability (Stamps and Tanaka, 1981), phylogenetic constraints (Dunham and Miles, 1985), and biogeographic history (Dunham and Miles, 1985; Censky and McCoy, 1988). Although reproductive cycles of temperate teiids are markedly seasonal and associated with strong winter-summer weather fluctuations (Pianka, 1970; Burkholder and Walker, 1973; Schall,

1978), reproduction in tropical teiids ranges from continuous (e.g., Leon and Cova, 1973; Vitt, 1982, 1983; Dearing and Schall, 1994) to seasonal. Seasonal cycles of these lizards are correlated with rainfall (e.g., Magnusson, 1987; Vitt and Colli, 1994; Ramírez-Bautista et al., 2000), temperature (Ramírez-Bautista et al., 2000; Ramírez-Bautista and Pardo-De la Rosa, 2002; Hernández-Gallegos et al., 2003), and day length (Rodríguez-Ramírez and Lewis, 1991; Censky, 1995a; Manríquez-Morán et al., 2005), although there are some species of teiids whose

seasonal cycles do not seem to be linked to meteorological factors (Simmons, 1975; Cruz et al., 1999).

Among teiids, reproductive cycles of species of *Aspidoscelis* (formerly *Cnemidophorus*; Reeder et al., 2002) have received much attention. Most *Aspidoscelis* reproduce in spring and summer; those from temperate zones are reproductively active for 4–5 months (Vitt and Breitenbach, 1993), while tropical species are active for 6–8 months (Ramírez-Bautista et al., 2000; Ramírez-Bautista and Pardo-De la Rosa, 2002; Hernández Gallegos et al., 2003; Manríquez-Morán et al., 2005). There is a single study in which continuous reproduction has been reported for the genus (*Aspidoscelis deppii*; Fitch, 1973).

Behavioral aspects of reproduction in teiids have received some attention (Anderson and Vitt, 1990; Censky, 1995b). An important, seemingly widespread, element of mating systems in teiids is male accompaniment of receptive females near ovulation (Stamps, 1983; Anderson and Vitt, 1990; Censky, 1995b), which commonly has been regarded as post-copulatory mate guarding whereby males protect their paternity (e.g., Anderson and Vitt, 1990; Censky, 1995b; Olsson et al., 1996; Cooper and Vitt, 1997; Olsson and Shine, 1998). Because mate guarding is costly to males (Cooper and Vitt, 2002; Ancona-Martínez, 2005), it should be restricted to those stages of the female reproductive cycle when eggs are more likely to be fertilized; namely, around ovulation. Indeed, in two teiids, accompanied females have been shown to have vitellogenic follicles of ovulatory size (Anderson and Vitt, 1990; Censky, 1995b), and in one of them, oviposition takes place a few days after accompaniment (Anderson and Karasov, 1988). Hence, accompaniment has been used as a behavioral indicator of successive female reproductive events in teiids (Anderson and Karasov, 1988; Censky, 1995b).

Our observations indicate that, like other teiids, western Mexican whiptail lizards, *Aspidoscelis costata* of Isla Isabel, Nayarit, Mexico, have a polygynous mating system based on male accompaniment and apparent defense of successive females. Information on reproductive phenology of the species is lacking and would be valuable to obtain a clearer understanding of the mating system of these lizards and to assess potential reproductive benefits males obtain from accompanying females. Our goals were to analyze

timing of sexual activity by males and females, as well as to describe various aspects of reproduction in a tropical insular population of *A. costata*. Specifically, we sought (1) to establish whether the population reproduces continuously or seasonally, (2) to explore whether any meteorological factors are associated with timing of male and female reproductive cycles, (3) to establish whether females have several clutches within a season, should reproduction be seasonal, (4) to establish whether size of female is linked to fecundity or size of egg, (5) to measure duration of accompaniment by males, and, finally, (6) to determine when oviposition occurs relative to the end of an accompaniment event.

**MATERIALS AND METHODS—Study Area and Meteorological Data**—We conducted field work on Isla Isabel, Nayarit, an 82-ha volcanic island 28 km off the Pacific coast of Mexico (21°51'N, 105°55'W), where we found lizards in low deciduous dry forest of *Cataeua tapia* trees, *Euphorbia schtendalli* bushes, and an understory where cyperaceans predominated. There are no records of precipitation and temperature for Isla Isabel, so we obtained data from the closest meteorological station, at San Blas (on the coast of Nayarit, ~75 km SE from Isla Isabel). Although more humid, the climate of San Blas is similar to that of Isla Isabel in that rainfall is markedly seasonal and concentrated in the hurricane season, June–November (Fig. 1), and mean temperature is highest during summer (Fig. 1). We tabulated data on day length from the United States Naval Observatory online databases (Fig. 1).

**Specimen Collection and Necropsies**—We captured 213 lizards by noosing on 11 about monthly visits to Isla Isabel, March 1998–February 1999, except for December 1998. We captured lizards as we walked over the island 0800–1500 h. Before sacrifice, we weighed each specimen to the nearest 0.1 g and measured its snout–vent length to the nearest 0.1 mm with vernier callipers. We sacrificed specimens by an overdose of inhaled ether, fixed them in 10% formalin within 2 h, and stored them in 70% ethanol until they were necropsied. We deposited specimens in the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

We necropsied all lizards after preservation to (1) count and measure diameter of vitellogenic follicles and length of oviductal eggs to the nearest 0.01 mm, and (2) measure width and length of both testes of each male. We calculated testis volume as that of an ellipsoid (Jones, 1970), and obtained an average for each male. We regarded females as adult if their snout–vent length was equal or above the minimum size at sexual maturity, i.e., the snout–vent length of the smallest female with either enlarged follicles (vitellogenic follicles  $\geq 3$  mm in diameter; Vitt, 1982; Rodríguez-Ramírez and Lewis, 1991; Taylor et al., 1992; Censky, 1995a) or oviductal eggs. We used residuals of the regression of testis volume on snout–vent length of all adult males (see below) as a size-corrected index of



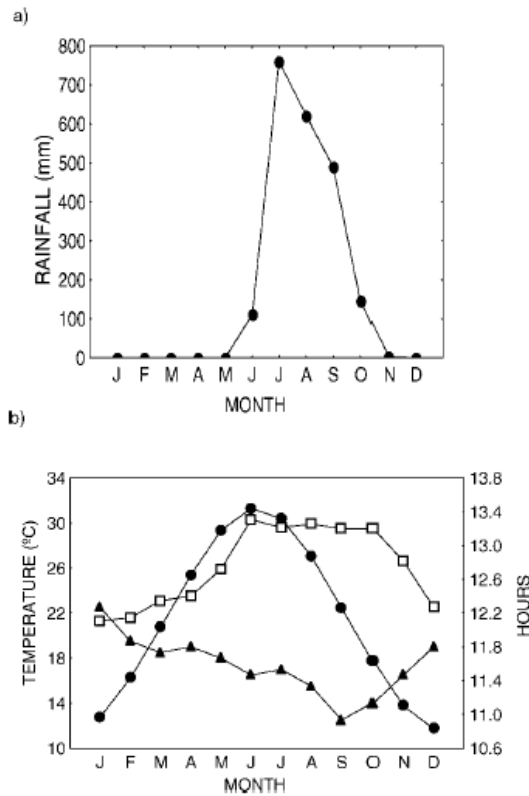


FIG. 1—a) Monthly rainfall for San Blas, Nayarit, Mexico, and b) monthly temperature (open squares), and thermal oscillation (solid triangles) for San Blas, Nayarit, Mexico, and number of daylight hours (solid circles) for Isla Isabel, Nayarit, Mexico, for March 1998–February 1999.

testis size (an indicator of male reproductive activity) in our graphs.

**Histological Analyses**—To confirm reproductive activity, we also made histological preparations of left testes of three males per monthly sample (those with the smallest, median, and largest snout–vent length for that month) and the 10 smallest males in the entire year sample by dehydration in alcohol, clearing in xylene, embedding in paraffin, sectioning at 5  $\mu$ m, and staining with hematoxylin–eosin (Humason, 1979). We considered males in this histological sample as reproductively active if they showed evidence of spermatogenesis (spermatocytes I or II or mature sperm in either testicular or epididymal tubules). We regarded males in the general necropsy sample as adult if their snout–vent length was equal or above the minimum size at sexual maturity (snout–vent length of the smallest male with evidence of spermatogenesis).

**Reproduction and Meteorological Factors**—We evaluated relations between reproduction and meteorological factors by Pearson's correlation coefficients of monthly averages of day length, mean daily tempera-

ture, and thermal oscillation (daily difference between maximum and minimum temperatures) against the monthly proportion of females with enlarged follicles or oviductal eggs and testis volume.

**Snout–vent Length of Females and Size of Clutches and Eggs**—We evaluated the association between the snout–vent length of specimens and both clutch size and egg size with Pearson's correlation coefficients. We estimated clutch size by counts of enlarged vitellogenic follicles or oviductal eggs because slopes of regression lines of enlarged follicles and oviductal eggs against snout–vent length ( $b = 0.068$ ,  $n = 28$  clutches;  $b = 0.08$ ,  $n = 11$  clutches, respectively) did not significantly differ ( $t = 0.24$ ,  $df = 35$ ,  $P = 0.19$ ). We also carried out an ANCOVA (covariate: snout–vent length) to look at whether clutch size varied in relation to month when clutches were produced.

**Assessment of Multiple Reproductive Events of Females**—We inferred occurrence of more than one reproductive event within a season from presence of enlarged follicles and macroscopic corpora lutea or oviductal eggs within a female, a procedure that relies on the assumption that successive reproductive cycles of a female may overlap. Such overlap has been observed in other *Aspidoscelis* (Christiansen, 1971; Cuéllar, 1984; Anderson and Karasov, 1988) and in *Ameiva plei* (Censky, 1995a). However, it also has been suggested that in parthenogenetic and sexual species of *Aspidoscelis*, individual females show a resting period between oviposition and onset of a new vitellogenic cycle within the same season (Moore et al., 1985). To account for this possibility, we opportunistically monitored 20 marked (colored glass beads sewn unto the tail; Fisher and Muth, 1989), free-ranging females that were being observed in a behavioral study (Ancona-Martínez, 2005) on Isla Isabel during April–July 2003. During daily visits to their home ranges, we recorded how many times these females were seen being accompanied by a male (i.e., a male was observed within 0.50 m or in contact with the body of the female for  $\geq 20$  consecutive minutes), as well as number of days between records of accompaniment events. For each female with  $>2$  records of accompaniment events, we averaged intervals between records and pooled these averages with the single intervals from females with two accompaniment events to obtain the mean interval between accompaniment events. Our assumption in using this approach was that accompaniment events signal reproductive events of females (Anderson and Karasov, 1988; Anderson and Vitt, 1990; Censky, 1995b). We validated this assumption by keeping a group of accompanied females in captivity to assess if oviposition ensued accompaniment events.

**Accompaniment Duration and Time to Oviposition**—To establish length of accompaniment period and when oviposition takes place relative to end of accompaniment, we kept 10 groups of wild-caught lizards (each with three large males of similar snout–vent length and one large female) separately in seminatural mesocosms set up on Isla Isabel in May–August 2002 and 2003. These groups were observed in a behavioral study (J. Zaldivar-Rae et al., unpublished data). The mesocosms were 30-m<sup>2</sup>, round, flat areas

(diameter, 6.2 m) limited by weatherproof PVC tarp walls, with a permanent blind on one side from which the whole area could be watched. We covered the soil of mesocosms with leaf litter and included piles of dead tree branches as hiding places, to resemble forested areas where lizards usually occur in high densities. We also included four clay-tile mounds on opposite ends of each mesocosm as refuges, and a plastic water bowl between each pair of tile mounds. To provide shade that resembled that from the forest canopy, we stretched a fish net 2 m above the entire mesocosm and covered it with dry grass. We captured cockroaches, *Periplaneta americana*, in the forest every night and released them in large amounts in mesocosms to ensure lizards fed ad libitum.

We waited for the female in each group to become sexually receptive, accept courtship from one of the males, and copulate with him, after which accompaniment of the female by the copulating male usually started. To confirm occurrence of accompaniment and establish that it had finished, observers recorded estimated distance between the accompanying male and female every 10 min throughout the day. We considered accompaniment to occur on an observation day if  $\geq 51\%$  of distance estimations between the female and a male, after they sustained a copulation, were  $\leq 0.5$  m, and regarded accompaniment as finished on the day when  $\geq 51\%$  of distance estimations were  $> 1$  m (end-of-trial day; the day before was therefore regarded as end-of-accompaniment day). The day after the end-of-trial day, we released males in their capture sites and transferred females to individual 19-L plastic buckets fitted with a mosquito-mesh lid and a semicircular piece of cardboard to provide shade. We filled buckets to a depth of 15 cm with sieved soil collected from areas where lizard burrows were common, and covered the surface with dry grass. Soil and grass were moistened twice a day with a spray bottle. We fitted all buckets with a plastic water bowl and a small piece of clay tile, under which most lizards dug a burrow-nest. We fed lizards 2–3 live cockroaches sprinkled with Reptovit™ calcium-vitamin supplement everyday until egg-laying occurred. Buckets were placed under the sun so that females had ad libitum access to both light and shade, and thus, were able to thermo-regulate. We monitored gravidity development three times a day and egg-laying was readily identified because the abdomen of females grew progressively larger and suddenly became thin after eggs were laid. We then recorded number of days between end-of-accompaniment day and oviposition day. We retrieved clutches  $\leq 4$  h after egg-laying by gently removing all soil by hand until the nest chamber was located. We recorded size of clutches and length of eggs, and evaluated the relationship between these variables and snout-vent length of females as described above. We did not pool data for clutch and egg size with those obtained from necropsies because the sample of captive-females was biased toward large females (due to requirements of the parallel behavioral study) and eggs were collected after oviposition (which likely affected their size due to water uptake in the oviduct and the nest chamber).

**RESULTS**—We observed and captured lizards throughout the year. Both sexes were active on every visit, except January, when we sighted few lizards (coinciding with cold winds blowing from open ocean, although it was clear and sunny). We observed frequent male-male agonistic encounters and male-female interactions during February–September, indicating that reproduction occurred in spring and summer. Although we did not quantify sightings, we did not notice any neonates (snout-vent length  $\sim 30$  mm, yolk sac scars present) until our visit in late June, when we commonly encountered them as we walked the island. We saw considerably fewer in July and August and none in September and October, although they were common again in mid-November.

*Reproductive Activity of Females*—Minimum snout-vent length at sexual maturity of females was 68.4 mm. Females were reproductively active from late February, when follicles began to enlarge, until September (Fig. 2). Oviductal eggs were present during February–September. Throughout this period there were always some adult females not apparently active, showing some degree of reproductive asynchrony in this population (Fig. 2). In addition, the proportion of reproductively active females (females with enlarged follicles or oviductal eggs divided by all females in the monthly sample) significantly differed among months within the reproductive season (February–September), with the highest proportions in March and June and the lowest in February, April, and August ( $G$ -test,  $G = 19.31$ ,  $df = 7$ ,  $P < 0.01$ ; Fig. 2).

*Reproductive Activity of Males*—Males reached sexual maturity at a minimum snout-vent length of 59.8 mm and testis volume was correlated with body size ( $r^2 = 0.19$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 96$ ). The reproductive activity period of males was similar to that of females, with testes beginning to enlarge in February, and waning in size during August and September (Fig. 3). An ANCOVA revealed significant differences in testis volume throughout the year (factor: month, covariate: snout-vent length;  $F = 10.63$ ;  $P < 0.001$ ), due to significantly lower testicular volumes during months of apparent sexual inactivity (October–January) than during months of sexual activity (February–September; post-hoc comparison, Student-Neuman-Keuls test;  $P < 0.001$ ; Fig. 3).

Estimations of reproductive activity based on testis volume reflected histological observations.

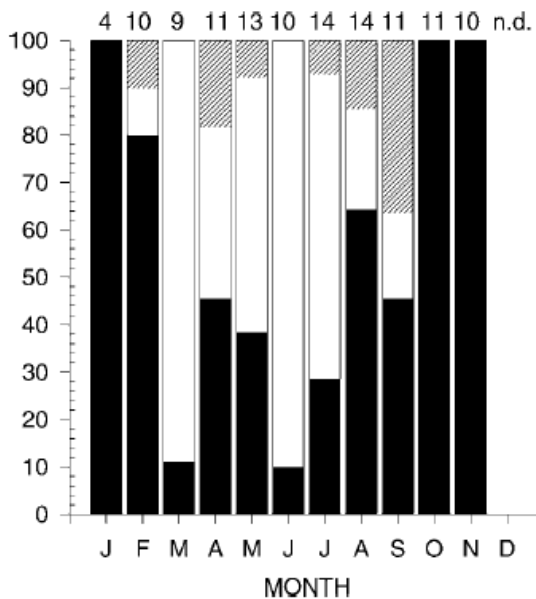


FIG. 2—Reproductive activity in 117 adult female *Aspidoscelis costata* collected on Isla Isabel, Nayarit, Mexico, during March–November 1998 and January–February 1999. Open, dashed, and solid bars represent percentage of females with vitellogenic follicles, oviductal eggs, and previtellogenic follicles, respectively; numbers above bars are females collected in each month; n.d. = no data.

In February, testes were recrudescing (Fig. 3), with abundant spermatogonia and few spermatocytes I and II. By March, seminiferous tubules were fully active; spermatogonia, spermatocytes I and II, and spermatids were abundant, and many mature spermatozoa were present in the lumen of both testicular and epididymal tubules. Regression took place in September, when few spermatocytes and spermatids were seen, but some spermatozoa were still present in the lumen of testicular and epididymal tubules. Testicular quiescence occurred in October; only spermatogonia were observed and tubules generally were closed (Fig. 3).

**Reproduction and Meteorological Factors**—The monthly proportion of females with enlarged follicles or oviductal eggs was positively correlated with day length ( $r^2 = 0.51$ ,  $P = 0.01$ ,  $n = 11$ ), but not with mean temperature ( $r^2 = 0.03$ ,  $P = 0.63$ ,  $n = 11$ ), thermal oscillation ( $r^2 < 0.01$ ,  $P = 0.90$ ,  $n = 11$ ), or rainfall ( $r^2 < 0.01$ ,  $P = 0.84$ ,  $n = 11$ ). Testis volume was positively correlated with day length ( $r^2 = 0.41$ ,  $P < 0.001$ ,  $n = 96$ ), and with thermal oscillation ( $r^2 = 0.07$ ,  $P = 0.01$ ,  $n = 96$ ), but not with mean temperature ( $r^2 < 0.01$ ,  $P$

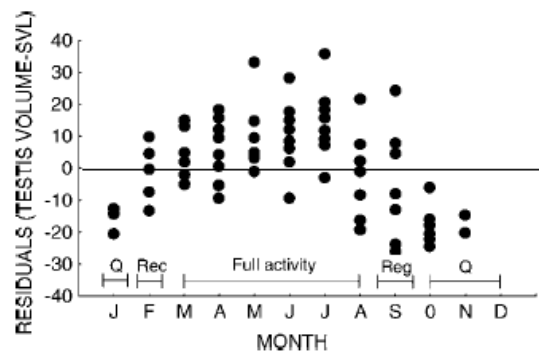


FIG. 3—Seasonality of reproductive activity of male *Aspidoscelis costata* collected on Isla Isabel, Nayarit, Mexico, in March–November 1998 and January–February 1999. Bars indicate gonadal activity phases as evidenced by histological analysis; Q = quiescence; Rec = recrudescence; Reg = regression.

$= 0.95$ ,  $n = 96$ ) or rainfall ( $r^2 = 0.03$ ,  $P = 0.07$ ,  $n = 96$ ).

**Multiple Reproductive Events of Females**—None of the 92 females captured during the breeding season (February–September) showed concurrent enlarged follicles and corpora lutea or oviductal eggs. Only 3 of the 11 females with oviductal eggs also had corpora lutea, which suggests that degradation of the corpus luteum occurs at some point during gravidity. Thus, there is no indication of overlap between successive ovarian cycles in individual females. However, our observations of 20 marked females showed that 4 of them (20%) were accompanied by males twice and 3 (15%) were accompanied 3 times, during April–July. In all cases, accompaniment events involved courtship by the accompanying male and at least one copulation between the pair. Mean interval between successive records of accompaniment was 21.9 days ( $SE = 2.05$ ). Range of intervals was 14–31 days ( $n = 10$  intervals; excluding females with several accompaniment events).

**Snout–vent Length of Females, Clutch Size, and Egg Size**—Clutch size from specimens ranged from 1 to 4 eggs (mean = 2.6,  $n = 39$  clutches), and was significantly correlated with snout–vent length of females ( $r^2 = 0.25$ ,  $P = 0.001$ ; Fig. 4). Mean length of egg was 16.11 mm ( $SE = 0.43$ , range = 14.13–18.50,  $n = 11$  average per-clutch lengths from 11 females with oviductal eggs) and was not significantly correlated with snout–vent length of females ( $r^2 = 0.02$ ,  $P = 0.64$ ). There was no significant difference in clutch size

between months during the reproductive season (February–September; ANCOVA, factor: month, covariate: snout–vent length;  $F = 0.53$ ,  $P = 0.80$ ).

Mean clutch size for captive females was 4.3 eggs (range = 4–5 eggs;  $n = 9$  clutches; Fig. 4; one female either died in a burrow or escaped from the enclosure after the end-of-accompaniment day, so the clutch could not be retrieved), and mean length of egg was 16.4 mm ( $SE = 0.50$ , range = 15.20–19.05 mm,  $n = 8$  clutches, stuck eggs in one clutch impeded measurement).

*Duration of Accompaniment and Time to Oviposition*—Average time between introduction of lizards in enclosures and onset of accompaniment in the 10 captive groups was 8.6 days (range = 4–17 days). Mean duration of accompaniment by males of the then captive females in these groups was 2.6 days (range = 2–5 days). Accompaniment seemed to coincide with receptiveness of females; we observed 58 copulations in response to courtship by the accompanying male, 55 of which occurred during accompaniment, one on the day before accompaniment started, and one on the end-of-trial day. There was a single event where a female responded to courtship and copulated with a different male than the one that later accompanied her, and this took place on the day before accompaniment started. Egg-laying took place on average 9.8 days after the last day of accompaniment (range = 8–12 days;  $n = 9$  females).

**DISCUSSION—Size at Sexual Maturity**—Male *A. costata* become sexually mature at 59.8 mm snout–vent length, and females do so at 68.4 mm. These values are similar to those observed among temperate and tropical sexual species of *Aspidoscelis* of similar sizes (Vitt and Breitenbach, 1993; Ramírez-Bautista and Pardo-De la Rosa, 2002; Hernández-Gallegos et al., 2003; Mata-Silva and Ramírez-Bautista, 2005). Conversely, females of *A. costata* become sexually mature at a larger snout–vent length than tropical parthenogenetic species of *Aspidoscelis* of similar sizes (Hernández-Gallegos et al., 2003; Manríquez-Morán et al., 2005).

*Reproductive Seasonality and Relations to Meteorological Factors*—Both males and females of *A. costata* appear to be reproductively active almost exclusively during February–September, and reproduction is associated with day length rather than with rainfall or temperature. This pattern is similar to those observed in the sexual teiids

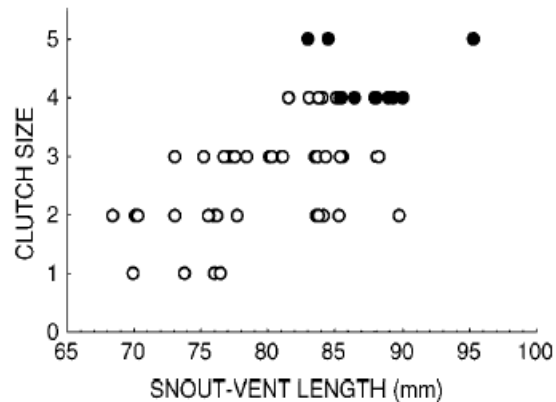


FIG. 4.—Relationship between snout–vent length and clutch size in female *Aspidoscelis costata* from Isla Isabel, Nayarit, Mexico. Open circles represent females collected in March–September 1998 and February 1999; solid circles represent captive females observed in 2002 and 2003.

*Ameiva exsul* and *Ameiva wetmorei* of Puerto Rico (Rodríguez-Ramírez and Lewis, 1991) and *A. plei* of Anguilla and Dog Island (Censky, 1995a). Coastal and insular populations of the parthenogenetic species *Aspidoscelis rodecki* from Puerto Juárez and Isla Contoy, *Aspidoscelis maslini* from Champotón, and *Aspidoscelis cozumela* from Isla Cozumel (all in the Yucatán Peninsula, Mexico) also have similar reproductive and activity cycles (nortes; Hernández-Gallegos et al., 2003; Manríquez-Morán et al., 2005). In *A. cozumela*, reproduction seems to be associated with day length, as in the sexual species (Manríquez-Morán, 2005), as well as with temperature and occurrence of spells of relatively cool overcast days (Hernández-Gallegos et al., 2003). Reproduction in *A. maslini* and *A. rodecki* also is associated with temperature and occurrence of nortes, but there is no information on a potential relationship with day length. This is also the case for the sexual *Aspidoscelis deppii* from Isla del Carmen and *Aspidoscelis angusticeps* from Celestún, also on the Yucatán Peninsula (Hernández-Gallegos et al., 2003). None of the species on the Yucatán Peninsula have reproduction associated with rainfall (Hernández-Gallegos et al., 2003).

Although seasonal reproduction is common in *Aspidoscelis* (see Fitch, 1973, for an exception), the particular reproductive similarities between *A. costata* and the aforementioned species probably are due to meteorological similarities between Isla Isabel and populations in the Yucatán Peninsula and Caribbean; all are located

in tropical-seasonal environments, where rains are associated with the hurricane season (June–October), they are situated within a latitudinal strip approximately between 18 and 22°N (thus, having similar photoperiod cycles), and temperature oscillations lag day length by about 1 month in Isla Isabel, Puerto Rico, and Anguilla. However, populations of the sexual species *Aspidoscelis communis* (Ramírez-Bautista and Pardo-De la Rosa, 2002) and *Aspidoscelis lineatissima* (Ramírez-Bautista et al., 2000) from Chamela, on the Pacific coast of Mexico, share climatological and latitudinal features with Isla Isabel, the populations in the Yucatán Peninsula and Caribbean, and are located in the hurricane zone, but their spring-summer reproductive cycles are correlated with temperature or rainfall, not with day length.

**Multiple Reproductive Events of Females**—We found no evidence from necropsies that successive ovarian cycles of females from Isla Isabel overlap (i.e., concurrent enlarged follicles and corpora lutea or oviductal eggs). Degradation of corpora lutea (luteolysis) and the consequent drop in progesterone levels seems to be linked to oviposition in oviparous squamates (Guillette, 1987; Xavier, 1987) and the fact that a majority of females with oviductal eggs in our study lacked corpora lutea suggests that this is the case for *A. costata*. Likely, our necropsies did not reveal successive reproductive events because corpora lutea disappear and eggs are laid before yolk-deposition starts in a new clutch, as suggested by Moore et al. (1985). Conversely, our observations of free-ranging females indicate that at least some females can reproduce up to three times in a season, insofar as every accompaniment by a male, the associated copulations, its coincidence with female receptivity, and ensuing oviposition indicate a female reproductive event. Multiple within-season reproductive events have been reported for many other female teiids (e.g., Vitt and Breitenbach, 1993; Censky, 1995a; Manríquez-Morán et al., 2005).

Intervals between accompaniment events were 14–31 days, which should include 2–5 days of accompaniment (assuming we recorded accompaniments on their first day of occurrence) and the subsequent 8–12 days of gravidity. Therefore, follicles must go through 4–14 days of vitellogenesis to reach ovulatory size, when receptivity initiates and a new accompaniment starts. Female cycles last about a month in other

*Aspidoscelis* (Christiansen, 1971; Manríquez-Morán et al., 2005). Duration of the female cycle and reproductive season in *A. costata* suggests that females have the potential for >3 reproductive events, if we consider that we only recorded multiple accompaniments for a fraction of the reproductive season (April–July). Nevertheless, the apparently bimodal temporal pattern of hatching (neonates commonly observed in June and November) seems more consistent with most females reproducing more or less synchronically twice within a season, and other females reproducing only once, either in spring or summer.

**Snout–vent Length of Females and Clutch Size**—Mean clutch size in *A. costata*, as determined from necropsied specimens, was 2.6 eggs, similar to other *Aspidoscelis* of similar sizes (Vitt and Breitenbach, 1993). Range of clutch size in *A. costata* was 1–5 eggs, and increases with snout–vent length of females, both similar to other teiids (Fitch, 1985; Vitt and Breitenbach, 1993). The positive relation between clutch size and snout–vent length of females may be a basis for a preference of males for larger, more fecund females, and males may compete more intensely for these females (Olsson, 1993).

**Accompaniment and Female Reproductive Cycle**—As would be expected of a species without paternal care, males of *A. costata* appear to be continuously sexually active throughout the period when receptive females are emerging in the population. Female reproductive activity in *A. costata* shows some degree of asynchrony (Fig. 2), i.e., only some of the females a male encounters at a given time will be receptive. Asynchrony in receptivity of females may be the only scenario where it is profitable for males to accompany females; theoretical models indicate that males should accompany females to guard them only when there are few receptive females at a time, and forego guarding mates altogether when receptive females are abundant; intermediate tactics being evolutionarily unstable (Yamamura, 1987). Our observations of captive groups revealed that males had to wait 4–14 days for females to become receptive. Under these circumstances, one would expect males to compete intensely for exclusive sexual access to the available receptive females and this competition involves accompanying these females. Male *A. costata* accompany females only for 2–5 days and practically all copulations take place during that time, which suggests that accompaniment

overlaps female receptivity. Moreover, accompaniment is likely to overlap ovulation, because it is completed several days before oviposition, i.e., before the period when fertilized eggs move through the oviduct. This pattern of coincidence between accompaniment and receptivity and ovulation in females is remarkably similar to those of the temperate *Aspidoscelis tigris* (Anderson and Karasov, 1988; Anderson and Vitt, 1990) and the tropical *A. plei* (Censky, 1995b). Qualitatively similar accompaniment occurs in *Aspidoscelis sacki* of Tehuacán and *A. communis* of Chamela, Mexico (JZR, pers. observ.). Hence, accompaniment seems to be a common feature of teiid mating systems, despite marked differences between temperate and tropical environments, and its occurrence appears to be a reliable behavioral indicator of clutch production.

In summary, based on our lines of evidence and the ranges of our data, we can outline a general picture of reproduction in western Mexican whiptails on Isla Isabel: (1) reproduction is seasonal, spans February–September for both sexes, and (2) is correlated only with day length; (3) males produce sperm continuously throughout the reproductive season, while at least some females produce more than one clutch in non-overlapping successive ovarian cycles; (4) clutch size and size of female are positively correlated; (5) accompaniment lasts 2–5 days and is ended 8–12 days before oviposition (gravity period), with a lapse of 14–31 days between successive events (presumably the duration of an entire female reproductive cycle). Therefore, the vitellogenic phase of the ovarian cycle may take 4–14 days. Accompaniment seems to coincide with female receptivity and, because it is followed by gravity and oviposition, it likely overlaps ovulation and fertilization of the eggs.

We thank the Mexican Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, and the Administration of the Parque Nacional Isla Isabel for permission to work on Isla Isabel. The Secretaría de Marina–Armada de México provided efficient transportation and logistical support, and the fishermen of San Blas and Boca de Camichín, Nayarit, helped us in numerous ways. C. Cordero, R. Hudson, A. Rabatsky, and two anonymous reviewers provided helpful comments. This work was supported by doctoral scholarships from the Mexican Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología and the Universidad Nacional Autónoma de México to JZR.

## LITERATURE CITED

- ANCONA-MARTÍNEZ, S. 2005. Costos energéticos del acompañamiento de hembras para los machos de la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. Undergraduate thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- ANDERSON, R. A., AND W. H. KARASOV. 1988. Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-acquisition mode. *Ecological Monographs* 58:79–110.
- ANDERSON, R. A., AND L. J. VITT. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84:145–157.
- BURKHOLDER, G. L., AND J. M. WALKER. 1973. Habitat and reproduction of the desert whiptail lizard, *Cnemidophorus tigris* Baird and Girard in southwestern Idaho at the northern part of its range. *Herpetologica* 29:76–83.
- CENSKY, E. J. 1995a. Reproduction in two Lesser Antillean populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *Journal of Herpetology* 29:553–560.
- CENSKY, E. J. 1995b. Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. *Behaviour* 132:529–557.
- CENSKY, E. J., AND C. J. MCCOY. 1988. Female reproductive cycles in five species of snakes (Reptilia: Colubridae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 20:326–333.
- CHRISTIANSEN, J. L. 1971. Reproduction of *Cnemidophorus inornatus* and *Cnemidophorus neomexicanus* (Sauria, Teiidae) in northern New Mexico. *American Museum Novitates* 2442:1–48.
- COOPER, W. E., JR., AND L. J. VITT. 1997. Maximizing male reproductive success in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): preliminary evidence for mate guarding, size-assortative pairing, and opportunistic extra-pair mating. *Amphibia-Reptilia* 18:59–73.
- COOPER, W. E., JR., AND L. J. VITT. 2002. Increased predation risk while mate guarding as a cost of reproduction for male broad-headed skinks (*Eumeces laticeps*). *Acta Ethologica* 5:19–23.
- CRUZ, F. B., E. TEISAIRE, L. NIETO, AND A. ROLDÁN. 1999. Reproductive biology of *Teius teyou* in the semi-arid Chaco of Salta, Argentina. *Journal of Herpetology* 33:420–429.
- CUÉLLAR, O. 1984. Reproduction in a parthenogenetic lizard: with a discussion of optimal clutch size and a critique of the clutch weight/body weight ratio. *American Midland Naturalist* 111: 242–258.
- DEARING, M. D., AND J. J. SCHALL. 1994. Atypical reproduction and sexual dimorphism of the tropical Bonaire Island whiptail lizard, *Cnemidophorus murinus*. *Copeia* 1994:760–766.
- DUNHAM, A. E., AND D. B. MILES. 1985. Patterns of covariation in life history traits of squamate reptiles:

- the effects of size and phylogeny. *American Naturalist* 126:231–257.
- FISHER, M., AND A. MUTH. 1989. A technique for permanently marking lizards. *Herpetological Review* 20:45–46.
- FITCH, H. S. 1973. A field study of Costa Rican lizards. *University of Kansas Science Bulletin* 50: 39–126.
- FITCH, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. *University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications* 76:1–76.
- GUILLETTE, J. L., JR. 1987. The evolution of viviparity in fishes, amphibians and reptiles: an endocrine perspective. Pages 523–62 in *Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles* (D. O. Norris and R. E. Jones, editors). Plenum Press, New York.
- HERNÁNDEZ-GALLEGOS, O., C. BALLESTEROS-BARRERA, M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, D. ALONZO-PARRA, AND F. R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ. 2003. Actividad reproductora estacional de las hembras del género *Aspidoscelis* (Reptilia: Teiidae), en la Península de Yucatán, México. *Biogeographica* 79:1–17.
- HUMASON, G. L. 1979. *Animal tissue techniques*. Third edition. W. H. Freeman, San Francisco.
- JONES, R. E. 1970. Effect of season and gonadotropin on testicular interstitial cells of California quail. *Auk* 87:729–737.
- LEON, J. R., AND L. J. COVA. 1973. Reproducción de *Cnemidophorus lemniscatus* (Sauria: Teiidae) en Cumaná, Venezuela. *Caribbean Journal of Science* 13:63–73.
- MAGNUSSON, W. E. 1987. Reproductive cycles of teiid lizards in Amazonian Savannah. *Journal of Herpetology* 21:307–316.
- MANRIQUEZ-MORÁN, N. L., M. VILLAGRÁN-SANTA CRUZ, AND F. R. MÉNDEZ-DE LA CRUZ. 2005. Reproductive biology of the parthenogenetic lizard, *Aspidoscelis cozumela*. *Herpetologica* 61:435–439.
- MATA-SILVA, V., AND A. RAMÍREZ-BAUTISTA. 2005. Reproductive characteristics of two syntopic, widely foraging lizards, *Aspidoscelis deppii* and *Aspidoscelis guttata*, from Oaxaca, Mexico. *Southwestern Naturalist* 50:262–267.
- MOORE, M. C., J. M. WHITTIER, AND D. CREWS. 1985. Sex steroid hormones during the ovarian cycle of an all-female parthenogenetic lizard and their correlation with pseudosexual behavior. *Genetics and Comparative Endocrinology* 60:144–153.
- OLSSON, M. 1993. Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32:337–341.
- OLSSON, M., AND R. SHINE. 1998. Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43:359–363.
- OLSSON, M., A. GULLBERG, AND H. TEGELSTRÖM. 1996. Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour* 133:367–386.
- PIANKA, E. R. 1970. Comparative autecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51:703–720.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., AND D. PARDO-DE LA ROSA. 2002. Reproductive cycle and characteristics of the widely-foraging lizard, *Cnemidophorus communis*, from Jalisco, Mexico. *Southwestern Naturalist* 47:205–214.
- RAMÍREZ-BAUTISTA, A., C. BALDERAS-VALDIVIA, AND L. J. VITT. 2000. Reproductive ecology of the whiptail lizard *Cnemidophorus lineatissimus* (Squamata: Teiidae) in a tropical dry forest. *Copeia* 2000:712–722.
- REEDER, T. W., C. J. COLE, AND H. C. DESSAUER. 2002. Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. *American Museum Novitates* 3365:1–61.
- RODRÍGUEZ-RAMÍREZ, J., AND A. R. LEWIS. 1991. Reproduction in the Puerto Rican teiids *Ameiva exsul* and *A. wetmorei*. *Herpetologica* 47:395–403.
- SCHALL, J. J. 1978. Small clutch size in a tropical whiptail lizard (*Cnemidophorus arubensis*). *Journal of Herpetology* 17:406–408.
- SIMMONS, J. E. 1975. The female reproductive cycle of the teiid lizard *Ameiva ameiva petensii* Cope. *Herpetologica* 31:279–282.
- STAMPS, J. A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. Pages 169–204 in *Lizard ecology* (R. B. Huey, E. R. Pianka, and T. W. Schoener, editors). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- STAMPS, J., AND S. TANAKA. 1981. The influence of food and water on growth rates in a tropical lizard (*Anolis aeneus*). *Ecology* 62:33–40.
- TAYLOR, H. L., C. R. COOLEY, R. A. AGUILAR, AND C. J. OBANA. 1992. Factors affecting clutch size in the teiid lizards *Cnemidophorus tigris gracilis* and *Cnemidophorus tigris septentrionalis*. *Journal of Herpetology* 26:443–447.
- VITT, L. J. 1982. Reproductive tactics of *Ameiva ameiva* (Lacertilia: Teiidae) in a seasonally fluctuating tropical habitat. *Canadian Journal of Zoology* 60: 3113–3120.
- VITT, L. J. 1983. Reproduction and sexual dimorphism in the tropical teiid lizard *Cnemidophorus ocellifer*. *Copeia* 1983:359–366.
- VITT, L. J., AND G. L. BREITENBACH. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). Pages 211–243 in *Biology of whiptail lizards (genus Cnemidophorus)* (J. W. Wright and L. J. Vitt, editors). Oklahoma Museum of Natural History, Norman.

- VITT, L. J., AND G. R. COLLI. 1994. The geographical ecology of a Neotropical lizard: *Ameiva ameiva* (Teiidae) in Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 72:1986–2008.
- XAVIER, F. 1987. Functional morphology and regulation of the corpus luteum. Pages 241–282 in *Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles* (D. O. Norris and R. E. Jones, editors). Plenum Press, New York.
- YAMAMURA, N. 1987. Evolutionarily stable strategy (ESS) models of copulation and mate guarding. Pages 197–211 in *Animal societies: theories and facts* (Y. Itô, J. L. Brown, and J. Kikkawa, editors). Japan Scientific Society Press, Tokyo.

*Submitted 30 October 2006. Accepted 25 June 2007.*  
*Associate Editor was Geoffrey C. Carpenter.*



## **Capítulo 3**

### **Descripción del acompañamiento y análisis de sus posibles funciones en la lagartija rayada**

Zaldívar-Rae, J. y Drummond, H. (2007) Female accompaniment by male whiptail lizards: is it mate guarding? *Behaviour* 144: 1383-1402.

# Female accompaniment by male whiptail lizards: is it mate guarding?

Jaime Zaldívar-Rae<sup>1)</sup> & Hugh Drummond

(Laboratorio de Conducta Animal, Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. A.P. 70-275, C.P. 04510, Coyoacán, México, D.F. México)

(Accepted: 1 August 2007)

---

## Summary

Post-copulatory female accompaniment by males is often interpreted as mate guarding. However, several alternative hypotheses for the function of accompaniment have received little attention. We analysed potential functions of post-copulatory accompaniment in whiptail lizards, *Aspidoscelis costata*, by comparing 23 accompanied females and 54 unaccompanied females in the field. Male companions closely followed females for 1 to 2 days around ovulation, after which females became unreceptive. Unaccompanied females were in all stages of the reproductive cycle, including 12 nearly-ovulating females. Male companions were aggressive to other males and, on average, won 98.7% of interactions. Only pairs in accompaniment performed consensual copulations (1 to 3 per pair). Solitary males attempted opportunistic copulations but did not selectively target nearly-ovulating females. Male companions attacked rivals attempting opportunistic copulations, but did not copulate in retaliation when attempts were successful. Accompaniment reduced lunges and pursuits from other males on females, but did not reduce opportunistic copulations or predation, or increase foraging opportunities for females. Through accompaniment, males likely (1) copulate repeatedly, (2) swamp rival sperm, (3) inseminate females more and (4) monopolise access to fertile females, whereas females may receive (1) post-copulatory courtship, (2) copulations with high quality males and (3) sufficient sperm for fertilisation.

*Keywords:* *Aspidoscelis costata*, whiptail lizards, Teiidae, accompaniment, mate guarding.

---

<sup>1)</sup> Corresponding author's e-mail address: [zaldivar@miranda.ecologia.unam.mx](mailto:zaldivar@miranda.ecologia.unam.mx)

## Introduction

Post-copulatory female accompaniment (hereafter, accompaniment), the tendency of males to maintain close proximity to females after copulation (e.g., Birkhead & Møller, 1992, 1998; Andersson, 1994; Olsson & Shine, 1998), is taxonomically widespread (Birkhead & Møller, 1998). As male companions usually repel other males, accompaniment is often regarded as mate guarding (Beecher & Beecher, 1979; Birkhead, 1979), through which males protect their paternity of a female's offspring by reducing her opportunity to copulate with other males. However, several non-exclusive functional hypotheses for accompaniment have been advanced (reviewed in Gowaty & Plissner, 1987; Birkhead & Møller, 1992; Alcock, 1994), and different (possibly concurrent) selective forces could maintain accompaniment in different mating systems, regardless of whether they initially triggered its evolution.

Study of the function of accompaniment has mainly involved birds and invertebrates (reviews in Birkhead & Møller, 1992, 1998; Alcock, 1994). In comparison, there is little quantitative information on accompaniment in reptiles. Particularly, accompaniment occurs in diverse lizards (review in Olsson & Madsen, 1998; Olsson & Shine, 1998; Marco & Pérez-Mellado, 1999; Cuadrado, 2001; How & Bull, 2002) and is widely assumed to function as mate guarding. However, at least eight other functional hypotheses for accompaniment are applicable to lizard mating systems, but have received little attention: passive presence (Björklund & Westman, 1986); reduction of predation risk (Martin, 1984; Gowaty & Plissner, 1987; Censky, 1997); reduction of male harassment (Lumpkin et al., 1982; Censky, 1995, 1997); energy intake benefits for females (Censky, 1997); post-copulatory courtship (Alcock, 1994; Eberhard, 1996); female indirect choice (Cox & Le Boeuf, 1977); access to copulations (Gowaty & Plissner, 1987) and sperm loading (Dickinson, 1986; Alcock, 1994). The hypotheses and their derived predictions are shown in Table 1, and except for one (energetic benefits for females; Censky, 1995), none has been tested in reptiles.

The population of Western Mexican whiptail lizards, *Aspidoscelis costata* (formerly *Cnemidophorus costatus*, Reeder et al., 2002) on Isla Isabel, Nayarit, Mexico is especially amenable for mating system studies because it is extremely dense (>2000 individuals/ha; Zaldívar-Rae, unpubl. data) and the lizards are tolerant of humans. These diurnal, wide foraging, non-territorial lizards reproduce seasonally between February and September. Male-male

**Table 1.** Alternative non-exclusive functional hypotheses for post-copulatory accompaniment (PCA) by males and derived predictions for the Western Mexican whiptail lizard.

Hypothesis	Hypothesis description	Prediction	In present study, ...
a) Passive presence	Females and males coincide in overlapping areas (modified from Björklund & Westman, 1986).	No sex bias in following (Birkhead & Möller, 1992).	contradicted
b) Reduction of predation risk	Proximity dilutes male and female individual predation risk. Or male warns of risk (Martin, 1984; Gowaty & Plissner, 1987; Censky, 1997).	PCA takes place when females are least mobile and most vulnerable (e.g., during gravidity). Accompanied females face lower predation risk than unaccompanied females.	contradicted contradicted
c) Reduction of male harassment on females	Companions reduce male harassment on females (Lumpkin et al., 1982; Censky, 1997).	PCA occurs during receptivity/ovulation. Companions attack males, not females. Accompanied females face fewer injuries and pursuits and less opportunistic copulatory behaviour by other males.	supported supported partly supported
d) Energy intake benefits for females	Vigilant companions allow females to reduce vigilance and increase foraging (Alcock, 1994; Censky, 1997).	Accompanied females devote less time to vigilance, and more to foraging.	contradicted
e) Post-copulatory courtship	Stimulation by companions increases the probability of females using their sperm to fertilise eggs (Alcock, 1994; Eberhard, 1996).	PCA occurs during female receptivity/ovulation. Companions court/stimulate females after copulating.	supported supported

Table 1. (Continued).

Hypothesis	Hypothesis description	Prediction	In present study...
f) Female indirect mate choice	PCA makes agonistic interactions between companions and other males more likely; females mate with winners (modified from Cox & LeBoeuf, 1977).	PCA occurs during female receptivity/ovulation. Companions attack males, not females. Females copulate with winners.	supported supported supported
g) Access to copulations for males	Companions seize any opportunities to mate (Gowaty & Plissner, 1987).	PCA occurs during female receptivity. Companions copulate more with receptive females than other males during PCA.	supported supported
h) Sperm loading	Companions repeatedly inseminate to swamp rival ejaculates in the female tract, impede rival sperm storage or best position own sperm for fertilisation (Alcock, 1994).	PCA occurs during female receptivity/ovulation. Companions copulate repeatedly with receptive females during PCA (Alcock, 1994).	supported supported
i) Mate guarding	Companions reduce extra-pair copulations (Beecher & Beecher, 1979; Birkhead, 1979).	Companions can maximise sperm transfer through repeated copulation and hemipenes alternation during female receptive period. Females have extra-pair copulations during same egg-laying cycle (Alcock, 1994). PCA occurs during female receptivity/ovulation. Companions attack males, not females. Accompanied females have fewer extra-pair copulations than unguarded females (Alcock, 1994). Companions thwart rivals' attempts at copulation (Alcock, 1994).	supported supported partly supported supported

competition for females is expected to be intense as males do not provide care for young and continuously produce sperm throughout the reproductive season (Zaldívar-Rae et al., in press). Also, male companions are among the largest and heaviest males in the population and they are aggressive towards other males (Ancona-Martínez, 2005).

Teiid males either accompany females after courtship and consensual copulation or opportunistically copulate with them without prior courtship or subsequent accompaniment (Carpenter, 1962; Anderson & Vitt, 1990; Censky, 1995; Mendoza-Varela, 2006). In this last case, females usually pull away from the male and wriggle, sometimes escaping his mouth grip and running away. Sperm storage between successive ovulations does not seem to occur in at least one closely related congener of *A. costatus* (*Aspidoscelis sexlineata*, Newton & Trauth, 1992; formerly *Cnemidophorus sexlineatus*, Reeder et al., 2002), possibly due to the seemingly common absence of sperm storage structures in the genus (Cuéllar, 1966, 1968). However, multiple paternity within a single clutch occurs in teiids (Lewis et al., 2000), indicating that females may copulate with multiple males within a single reproductive event. Consequently, accompaniment in teiids has been regarded as mate guarding (e.g., Anderson & Karasov, 1988; Anderson & Vitt, 1990; Censky, 1995).

By observing accompanied and unaccompanied females, and relating behaviour of male companions to the reproductive condition of these females, we sought to confirm that accompaniment results from males following females rather than vice versa, estimate its duration and establish whether it overlaps ovulation or fertilisation. Furthermore, we evaluated the consistency of descriptive data on predation, male aggression, harassment on females, vigilance, foraging, opportunistic and consensual copulations with predictions of the functional hypotheses for accompaniment shown in Table 1.

## Methods

### *Study site and subjects, and general procedure*

We worked on Isla Isabel, Nayarit, an 82 ha volcanic island 28 km off the Pacific coast of Mexico (21°51'N, 105°53'W). The island's steep rocky slopes and small valleys are mainly covered by deciduous dry forest of *Crataeva tapia* trees, *Euphorbia schlechtendalli* bushes, and an understory where

cyperaceans predominate (Gaviño & Uribe, 1978). The climate is tropical, with rains in the hurricane season (June–November). In May–July 2001, we haphazardly located unaccompanied females and male-female pairs in accompaniment (see definitions below) by slowly walking through a forested rocky plain with sparse under-story on the Northern side of the island. On first sighting of subjects, we painted them (including the male in observations of pairs) by squirting orange ‘puff-up’ T-shirt latex paint (Glugy™, manufactured by E. Pérez, Mexico City, Mexico) from a narrow PVC hose, and noted the individual paint pattern on a picture of a lizard’s dorsum. Paint marks lasted 1 to 2 weeks. Informal comparison with unpainted individuals and pairs in semi-natural enclosures revealed no obvious effects of painting on behaviour.

Observation began 10 min after marking lizards. Pairs of observers alternated in 2-h shifts following lizards for one or more residual female activity periods (i.e., from encounter of the female or pair by the first observer, between 0800 and 1400 h, until the female retreated to a burrow and did not exit it for 2 h, usually at ca. 1700 h, when lizard activity stops), or until the focal female remained out of sight for 15 consecutive minutes.

Unaccompanied females were 54 adults (snout–vent length (SVL)  $\geq$  70.9 mm; minimum SVL at sexual maturity is 68.4 mm; Zaldívar-Rae et al., in press) that did not have a male within a 0.5 m radius for more than 5 consecutive min during the activity period. Accompanied females were 23 adults (SVL  $\geq$  79.7 mm) found with an adult male (SVL  $\geq$  87.8 mm; minimum SVL at sexual maturity is 59.8 mm; Zaldívar-Rae et al., in press) who remained within a 0.5 m radius for more than half of the observation day (see distance criteria below). We classified all females in our study as either accompanied or unaccompanied. We observed 13 of the 23 accompanied females for only one activity period (single-day accompanied females) and, to estimate the minimum duration of accompaniment, we observed the others on 2–4 successive days, until accompaniment ended (multiple-day accompanied females). Early in the morning, we went to the burrows where these females retreated the day before and initiated observations when they emerged.

#### *Behavioural recordings*

Observers recorded the estimated distance (to the nearest 0.1 m) between the accompanying male’s snout and the female’s body every 10 min from

the beginning of observations as  $\leq 0.5$  m, 0.5 to 1.0 m or  $> 1$  m. Observers previously practised with immobile landmarks until  $\geq 90\%$  of their distance estimations were correct. We considered females as accompanied on an observation day if  $> 50\%$  of the distances between them and their male companions were  $\leq 0.5$  m. Observers recorded the occurrence of foraging, vigilance and following (definitions modified from Censky, 1995; see below) on audio-tape with scan samples every 60 s, during the single or first day of observations (henceforth, day 1). Foraging comprised searching (walking slowly, moving head sideways and tongue-flicking, sometimes probing with the snout under leaves, debris or in crevices), scratching in the ground or under leaves and eating and drinking. Vigilant individuals were immobile and alert, with heads raised, in basking or sitting position. Following occurred when one pair member walked down the same route as the other within 5 s.

Observers also recorded all (1) opportunistic copulations, (2) unsuccessful opportunistic copulation attempts, (3) consensual copulations, (4) lunges and pursuits directed by the male companion or other males to focal females (Censky, 1995) and (5) agonistic behaviour directed by the male companion to other males or females. In opportunistic copulations, the male did not previously court the female, but chased her and bite-held her tail or hind legs while she walked and wriggled as if to break free; the male eventually held the female still, straddled her and adopted the stereotypical ring-shaped copula posture (Carpenter & Ferguson, 1977), biting the female's dorsum and inserting a hemipenis in her cloaca. After copulation, the male released the female and she ran away. In unsuccessful opportunistic copulation attempts females escaped from males and ran away before copulation occurred. Consensual copulations were preceded by courtship, involving the male slowly approaching and circling the female while inflating his gular region, then straddling her and copulating. Males never chased or bite-held females' tails or hind legs before consensual copulations. Copulations by male companions were 'retaliatory' if they occurred within 5 min of the female copulating with another male or upon reencounter after the pair were  $> 1$  m apart. Hemipenis alternation in successive copulations is a behavioural trait by which other lizards attain maximal sperm transfer (Tokarz & Slowinski, 1990) and, consequently, may contribute to sperm loading and fertilisation assurance (see Table 1). Thus, observers recorded which hemipenis males used in copulations. Agonistic behaviour included approaching (walking towards a lizard within 1 m), lunges (sprints towards a lizard) and pursuits (running towards



a lizard, usually >1 m), arching the back, arched dances (the male and another individual arched while walking in a circle opposite of each other) and fighting (vigorous wrestling and biting). Individuals departing the site of an agonistic interaction were assumed to have lost.

To establish whether accompanied and unaccompanied females face different probabilities of predation, observers recorded attacks by milksnakes (*Lampropeltis triangulum nelsoni*), common rats (*Rattus rattus*) and groove-billed anis (*Crotophaga sulcirostris*), which are known to prey upon lizards on Isla Isabel.

#### *Reproductive condition of focal females*

We captured all 13 single-day accompanied females, 9 of 10 multiple-day accompanied females, and 50 of 54 unaccompanied females upon emergence from their burrow on the day after observations were finished. After weighing and measuring SVL we examined their bodies for fresh wounds and killed them by a ketamine injection to the encephalus through the foramen magnum. The animals died immediately, and this was ensured by exsanguination. We immediately measured the diameter of each ovarian follicle to the nearest 0.1 mm and assigned females to a reproductive category: (1) pre-vitellogenic follicles, largest follicle without apparent yolk deposition (i.e., non-vitellogenic) and smaller than 3 mm; (2) small vitellogenic follicles, largest vitellogenic follicle between 3 and 4.5 mm; (3) medium vitellogenic follicles, largest vitellogenic follicle between 4.6 and 7.5 mm; (4) large vitellogenic follicles, largest vitellogenic follicle between 7.6 mm and 12 mm; (5) gravid, oviductal eggs present; and (6) recently oviposited, corpora lutea present, without oviductal eggs or vitellogenic follicles (Moore et al., 1985). As in other *Aspidoscelis* (Moore et al., 1985), successive reproductive cycles in female *A. costata* seem to be non-overlapping (Zaldívar-Rae et al., in press). All specimens were deposited in the Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, Instituto de Biología, UNAM (Mexico City, Mexico).

#### *Analyses*

We used parametric tests when possible, non-parametric equivalents when transformation did not normalize the data, and randomisation tests when ties in data rendered non-parametric procedures inadequate (Manly, 1997a,b).

We report mean  $\pm$  standard error (SE), and for non-significant statistical results we offer the 95% confidence intervals (CI), following Hoenig & Heisey (2001).

## Results

### *Male-female distance and following behaviour*

We lost one of the 10 multiple-day accompanied females before establishing that accompaniment had ended. Of the remaining 9 females, 6 were accompanied for one day and 3 for 2 days. Thus, mean duration of accompaniment was 1.3 d ( $N = 9$  multiple-day accompanied females). In multiple-day accompanied female pairs, the daily average percentage of distances  $\leq 0.5$  m fell from  $95.40 \pm 2.20\%$  on day 1, to  $69.40 \pm 14.90\%$  on day 2, to  $0.00 \pm 0.00\%$  on the end-of-accompaniment day ( $N = 10$  pairs). Pooling females who were accompanied for 1 and 2 days, the average percentage of distances  $\leq 0.5$  m dropped from  $88.18 \pm 6.45\%$  on the last day of accompaniment (i.e., day 1 or 2) to  $0.00 \pm 0.00\%$  on the end-of-accompaniment day, when all distances were  $> 1$  m ( $N = 9$  multiple-day pairs in accompaniment; Wilcoxon's  $T = 0.00$ ,  $p = 0.008$ ). Thus, pair members remained close to each other for most of 1 to 2 days, then abruptly separated and remained distant. On day 1, male companions followed females overwhelmingly more frequently than females followed them:  $4.82 \pm 0.75$  times/h, versus  $0.02 \pm 0.02$  times/h, respectively ( $N = 23$ , Wilcoxon's  $T = 0.00$ ,  $p = 0.0001$ ).

### *Female reproductive condition and copulations*

All 13 single-day accompanied females had large vitellogenic follicles, and the 9 multiple-day accompanied females either had large follicles or were gravid (with eggs in the anterior third of oviducts), whilst only 12 of the 50 unaccompanied females had large follicles (large-follicle unaccompanied females) and the rest were scattered among all the other reproductive categories (Figure 1). Hence, accompanied females were more likely to have large follicles or be gravid, and less likely to have pre-vitellogenic to medium sized follicles or to have recently oviposited than unaccompanied females ( $\chi^2 = 18.10$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0.003$ ; Figure 1).

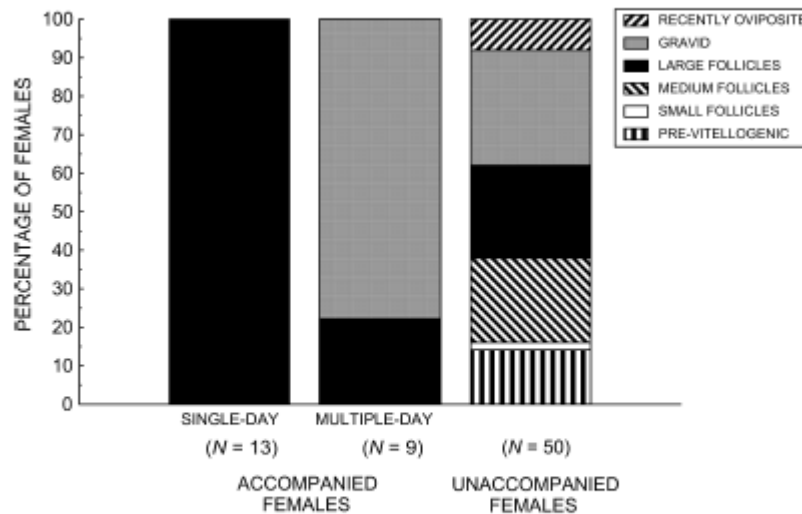


Figure 1. Female reproductive condition on the day after observation ended.

All 39 consensual copulations observed involved 21 of the 23 accompanied females and occurred on day 1, while none involved unaccompanied females. Thus, accompanied females were more likely to participate in consensual copulations than unaccompanied females ( $\chi^2 = 67.83$ ,  $df = 1$ ,  $p \ll 0.001$ ), and they performed on average  $1.86 \pm 0.17$  consensual copulations (range: 1 to 3). None of the 39 consensual copulations were retaliatory. Overall, this means that accompaniment coincided with female receptivity.

Ten of the 23 accompanied females and 23 of the 54 unaccompanied females received 85 opportunistic copulation attempts from other males, most of which did not end in copulations (on average, 87.50% and 92.76% attempts on accompanied and unaccompanied females failed, respectively; range: 0.00 to 100.00% in both groups). In fact, only 2 of the 23 accompanied females and 2 of the 54 unaccompanied females sustained at least one opportunistic copulation ( $\chi^2 = 0.82$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.37$ ). Thus, accompanied and unaccompanied females were similarly likely to participate in opportunistic copulations. The two accompanied females received two opportunistic copulations each (one female copulated with two non-accompanying males) in addition to consensual copulations with their companions, hence copulating with up to three males within the same receptivity period. All opportunistic copulations occurred when male companions were out of sight, and none were followed by retaliatory copulations. The two unaccompanied

females sustained three opportunistic copulations. All opportunistic copulations involved females close to ovulation: one accompanied female was gravid, while the other accompanied female and both unaccompanied females had large follicles.

*Hemipenis alternation in successive copulations*

Nine male companions performed 2 and four sustained 3 consensual copulations with their female. In the second copulation, 12 of these 13 used the opposite hemipenis (binomial test,  $p < 0.002$ ), and between the second and third copulations 4 of 4 males switched (binomial test,  $p < 0.04$ ). Thus, males alternated hemipenes between successive copulations with the same female.

*Aggression by male companions*

On day 1, the 23 male companions directed almost five times more aggression to males than to females ( $5.75 \pm 1.05$  aggressive interactions/h vs.  $1.00 \pm 0.38$ /h, respectively; Wilcoxon's  $T = 0.00$ ,  $p = 0.00003$ ), won  $98.7 \pm 0.01\%$  of their agonistic interactions with other males and were never supplanted by other males.

On average, 88.7% of males within roughly 1 m of a pair were attacked on sight by the male companion (range: 42.9% to 100% of males near the pair;  $N = 23$  pairs). However, males attempting opportunistic copulations approached females by stealth, by-passing aggression from male companions through quick incursion and pursuit. Nine accompanied females received 1 to 6 unsuccessful opportunistic copulation attempts from other males. Four of these females fended other males off by themselves, because their male companions were  $> 1$  m away when the attempts occurred. For the remaining 5 females, male companions attacked and repelled the rival male, on average, in  $64 \pm 22.3\%$  of unsuccessful opportunistic copulation attempts (range: 0.00-100%,  $N = 5$  pairs). Thus, male companions were able to thwart other males' attempts at copulating with their partner only when they were near their partner, but did not always do so.

*Benefits for females: reduction of male harassment*

We compared the 23 accompanied females with the 12 large-follicle unaccompanied females because of their similar reproductive condition. On

**Table 2.** Rates of harassment by non-accompanying males, percentage of successful opportunistic copulation attempts, and percentage of time in vigilance and foraging (mean  $\pm$  SE) for accompanied and nearly-ovulating unaccompanied females.

Behaviour	Accompanied females ( <i>N</i> = 23)	Nearly-ovulating unaccompanied females ( <i>N</i> = 12)	<i>p</i>	95% confidence interval for difference of means
Lunges and pursuits (No./h)	0.14 $\pm$ 0.06	1.16 $\pm$ 0.56	0.02 <sup>a</sup>	–
Unsuccessful opportunistic copulation attempts (No./h)	0.41 $\pm$ 0.14	0.48 $\pm$ 0.25	0.87 <sup>a</sup>	–0.57 to 0.52
Opportunistic copulations (No./h)	0.49 $\pm$ 0.04	0.17 $\pm$ 0.12	0.38 <sup>a</sup>	–0.29 to 0.12
Successful opportunistic copulation attempts (%)	12.50 $\pm$ 10.03	33.34 $\pm$ 21.08	0.40 <sup>a</sup>	–55.34 to 23.27
Vigilance (%)	13.70 $\pm$ 1.15	11.80 $\pm$ 1.80	0.45 <sup>b</sup>	–3.01 to 7.08
Foraging (%)	51.60 $\pm$ 2.80	43.40 $\pm$ 4.20	0.11 <sup>b</sup>	–1.78 to 18.28

<sup>a</sup> Randomisation tests with 100 000 randomisations.

<sup>b</sup> Student's *t*-tests.

day 1, accompanied females received significantly lower rates of lunges and pursuits by non-accompanying males than unaccompanied females (Table 2). However, this was not the case for rates of unsuccessful opportunistic copulation attempts and opportunistic copulations by non-accompanying males (Table 2). In addition, although the percentage of successful opportunistic copulation attempts (i.e., those ending in copulations) by non-accompanying males was 1.72 times lower for accompanied females than for large-follicle unaccompanied females, this difference was not significant (Table 2). No female had recent injuries upon capture.

Fifteen of 38 unaccompanied females in other reproductive categories than 'large follicles' received unsuccessful opportunistic copulation attempts, suggesting that males might not direct these attempts preferentially to nearly ovulating or receptive females. Indeed, receiving at least one unsuccessful opportunistic copulation attempt was similarly likely for fe-

males in the three main reproductive condition groups (large follicles: 10 of 27, gravid: 7 of 22, pre-vitellogenic to medium sized follicles or recently oviposited: 10 of 23;  $N = 72$  females,  $\chi^2 = 0.66$ ,  $df = 5$ ,  $p < 0.98$ ).

*Benefits for females: reduction of predation risk*

We observed no attacks from predators either on accompanied females or their companions or on unaccompanied females.

*Benefits for females: vigilance and foraging*

The 23 accompanied females devoted 16.10% more time to vigilance and 18.89% more time to foraging than the 12 large-follicle unaccompanied females, but these differences fell short of significance (Table 2). The proportion of time spent in vigilance by 22 male companions (we lacked data for one male companion) was positively, though not significantly, correlated with the proportion of time their females spent foraging (Pearson's  $r = 0.35$ ,  $p = 0.11$ ; CI for  $\rho$ :  $-0.083$ - $0.815$ ) and was not negatively correlated with the proportion of time their females spent in vigilance (Pearson's  $r = 0.23$ ,  $p = 0.31$ ; CI for  $\rho$ :  $-0.215$ - $0.683$ ).

## Discussion

Male *A. costata* followed females intensively for up to 2 days, during which females consented to copulate. Females did not follow males, but neither did they run away or walk more than 1 m away from the companion. Accompaniment was suspended shortly after ovulation and, presumably, egg fertilisation. This was likely the case even for multiple-day accompanied females just entering gravidity. Hence, accompaniment clearly did not extend into advanced gravidity or oviposition. Thus, assuming that all multiple-day accompanied females had large vitellogenic follicles on day 1, accompaniment spans a 1 to 2 days window when females are receptive and ovulation occurs (Figure 1). Some unaccompanied females had follicles of ovulatory size, but none of these females sustained consensual copulations, probably because we observed and captured them just prior to receptivity.

Male companions were aggressive, predominantly to other males. Nearly half of both accompanied and unaccompanied females received opportunistic copulation attempts from other males, but only two females in each group

received opportunistic copulations. Opportunistic copulations with accompanied females occurred when male companions were far from their females, and were not met with retaliatory copulations. Females in all reproductive categories received opportunistic copulation attempts, but when these attempts occurred in the presence of male companions, these males usually attacked and repelled rival males. Nevertheless, accompaniment and repelling other males only reduced the rate of lunges and pursuits, but not the rates of unsuccessful opportunistic copulation attempts or opportunistic copulations by other males, or the percentage of successful opportunistic copulation attempts. Accompanied females devoted slightly more time to vigilance and foraging than unaccompanied females, but these differences were not significant.

#### *Contradicted hypotheses*

Passive presence explanations seem insufficient for accompaniment in *A. costata* because the short distance between pair members results from males following females. In lizards, male companions might reduce the probability of predation on females by indicating the vicinity of predators (e.g., by startling; Censky, 1997) or by pair members diluting each other's predation risk merely by remaining close to each other. The predation risk hypothesis predicts that males reduce the risk of predation on females when these are most vulnerable and valuable (i.e., during gravidity, when mobility is compromised and fertilisation has occurred; Shine, 1980; Andrén, 1985; Madsen, 1987; Cooper et al., 1990), and that unaccompanied females face a higher predation risk than accompanied females. Male *A. costata* suspend accompaniment shortly after fertilisation (8 to 12 days before oviposition; Zaldívar-Rae et al., in press), and we found no evidence that accompaniment reduced vigilance by females or that unaccompanied females face a higher predation risk than accompanied females, so reduction of predation risk is an unlikely explanation.

#### *Unsupported but plausible hypotheses*

Female lizards accompanied by a dominant male might face less harassment from persistent solitary males (Censky, 1997). We found some statistically significant evidence of this: the rate of lunges and pursuits was 87.9% lower for accompanied than for nearly ovulating unaccompanied fe-

males (see Table 2). In addition, the rate of unsuccessful opportunistic attempts and the percentage of successful opportunistic copulation attempts were, respectively, 14.6% and 172% lower for accompanied females than for nearly ovulating unaccompanied females, although these differences were not significant (Table 2). Conversely, the rate of opportunistic copulations was (non-significantly) higher for accompanied females than for nearly ovulating unaccompanied females, contradicting the reduction of male harassment hypothesis. In sum, although accompaniment mitigates lunges and pursuits from other males on the female, evidence that it prevents other forms of harassment is at best equivocal. Reduced harassment is fundamental to several other potential benefits (e.g., increased foraging time, decreased predation risk, increased basking time). Thus, a significant reduction in at least some aspects of harassment might entail large benefits for females through the sum of small effects on many variables, although each individual 'downstream' effect may be difficult to detect statistically. Hence, the reduction of male harassment hypothesis remains plausible.

Accompanied females spent on average 17% more time foraging than nearly ovulating unaccompanied females, although this difference was not significant. Accompaniment affords more foraging opportunity for females in the teiid *Ameiva plei* (Censky, 1995) and may do so in *A. costata*.

#### *Supported hypotheses*

By accepting accompaniment, *A. costata* females may provoke aggressive encounters between males and indirectly choose high quality fathers for their offspring, assuming that winners are superior (Cox & Le Boeuf, 1977). Accompanied females might even roam their home range to increase the probability of contests between their male companion and other males and copulate with the winner. This seems plausible because in *A. costata* male companions closely follow fertilisable females and attack other males. No male companions were supplanted in our 23 pairs in accompaniment; male companions won, on average, almost 99% of encounters with competitors (as observed in sand lizards, *Lacerta agilis*; Olsson, 1993). Therefore, females copulated with the winners of encounters and our observations are consistent with the indirect female choice hypothesis. Nevertheless, observed competitors may have been inferior to companions and it would be useful to test whether superior competitors can aggressively usurp the accompanying role



and copulatory access of resident companions. In addition, *A. costata* males eat fewer and smaller prey and direct more frequent and escalated aggression to other males while accompanying than when alone, likely incurring considerable energetic costs (Ancona-Martínez, 2005). Thus, females may also use accompaniment to evaluate and choose males in better condition, which may signal heritable stamina or foraging ability.

In *A. costata* consensual copulations between pair members are usually preceded by male courtship and copulations always involve male bite-holds on the female's dorsum, applied roughly where ovaries are attached to the female body cavity (a stimulus strong enough to leave scars and common to several teiids, e.g., Carpenter, 1962; Moore & Crews, 1986; Anderson & Vitt, 1990). Thus, during accompaniment the behavioural, chemical or mechanical stimuli associated with copulations (and courtship preceding copulations) may induce ovulation or otherwise stimulate the female to fertilise her eggs with the male's sperm. That is, accompaniment could be a form of post-copulatory courtship. However, paternity data based on molecular markers are needed to test that females use a companion's sperm to fertilise her eggs, and further tests are needed to show that this is due to direct stimulation by the companion (as opposed to sperm competition or some other mechanism).

Accompanied females copulated 6.7 times more with male companions than with non-accompanying males (we recorded a total of 39 consensual plus 1 opportunistic copulations vs. 6 opportunistic copulations, respectively) and male companions sustained up to 3 consensual copulations with their mate and none with any other female while accompanying, suggesting that accompaniment provides access to copulations to males. Moreover, male companions alternate hemipenes in successive copulations, which is likely to maximise total sperm transfer (Tokarz & Slowinski, 1990). If fertilisation works as a raffle (Parker, 1982), the more sperm companions insert, the more likely are they to win sperm competition against any opportunistic male copulators. Indeed, companions copulate several times within their females' receptive period, while non-accompanying males may achieve an occasional opportunistic copulation with a receptive female if at all. Hence, only male companions may maximise sperm transfer and swamp rival sperm through hemipenile alternation in successive copulations (see Table 1). Lack of observed retaliatory copulations could imply that males only retaliate after actually witnessing extra-pair copulations (EPCs), possibly because sperm loading is limited by sperm production. If male companions are of better

quality than other males and opportunistic copulations by other males occur, repeated copulations and maximal sperm transfer from companions might benefit females through both fertilisation assurance and good genes for their offspring. This would be especially important if sperm viability is limited and females do not store sperm. The latter seems to be the case in *Aspidoscelis* (Cuéllar, 1966, 1968).

Accompaniment coincides with female receptivity and ovulation, and suggesting that accompaniment prevents insemination by other males. Accompanied females did not court or copulate consensually with other males, implying that accompaniment prevents such events. However, two accompanied females received four opportunistic copulations from other males, so accompaniment may prevent consensual copulations more than opportunistic copulations. Courtship and consensual copulation are not feasible for non-accompanying males, because male companions attack if they approach the female, and so they stealthily approach the female and copulate without previous courtship (J.Z.R., personal observations). Male companions may simply be unable to prevent all opportunistic EPCs because these are surreptitious and swift. Possibly, opportunistic copulations and accompaniment are alternative tactics within a single conditional strategy based on the size that males have attained when reaching sexual maturity.

By accompanying females and driving-off competitors, male *A. costata* may try to ensure that theirs are the only viable sperm in the fertilisation site when ovulation occurs (rather than the first or last sperm to arrive, as considered in various models; Birkhead & Møller, 1992; Alcock, 1994; Olsson & Madsen, 1998). Overall, our data support mate guarding as a function of accompaniment. However, it is still necessary to establish if first or last male precedence occur and if experimentally hindering male companions to follow females results in consensual EPCs and reduced paternity.

In conclusion, accompaniment may benefit males through copulatory access, post-copulatory courtship, sperm loading, preventing consensual EPCs and reducing opportunistic EPCs, therefore protecting paternity. Accompaniment may benefit females through post-copulatory courtship, access to copulations with high quality males, and fertilisation assurance.

#### Acknowledgements

We thank the Mexican Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas and the Administration of the Parque Nacional Isla

Isabel for permission to collect specimens and work on Isla Isabel. We are grateful to F. García, Y. Beltrán, M. Bojorge, A. Muñoz, N. Jimarez, D. Pérez, E. Estrella, Y. Nazur, R. Salazar, T. Morales, C. Alvarez and R. González for invaluable help with field work. The Secretaría de Marina Armada de México provided efficient transportation and logistical support, and the fishermen of San Blas and Boca de Camichín, Nayarit, helped us in numerous ways. C. Cordero, R. Hudson, A. González and S.-Y. Kim provided helpful comments on early drafts. This work was supported by doctoral scholarships from the Mexican Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología and the Universidad Nacional Autónoma de México, a Grant in Aid from the Society for the Study of Amphibians and Reptiles, and Student Research and Developing Nation Student Research Grants from the Animal Behaviour Society to J.Z.R.

### References

- Alcock, J. (1994). Postinsemination associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. — *Annu. Rev. Entomol.* 39: 1-21.
- Ancona-Martínez, S. (2005). Costos energéticos del acompañamiento de hembras para los machos de la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. — Unpublished undergraduate thesis. Facultad de Ciencias-Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Anderson, R.A. & Karasov, W.H. (1988). Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-acquisition mode. — *Ecol. Monog.* 58: 79-110.
- Anderson, R.A. & Vitt, L.J. (1990). Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. — *Oecologia* 84: 145-157.
- Andersson, M. (1994). Sexual selection. — Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Andrén, C. (1985). Risk of predation in male and female adders, *Vipera berus* (Linnaeus). — *Amphibia-Reptilia* 6: 203-206.
- Beecher, M.D. & Beecher, I.M. (1979). Sociobiology of bank swallows: reproductive strategy of the male. — *Science* 205: 1282-1285.
- Birkhead, T.R. & Møller, A.P. (1992). Sperm competition in birds. — Academic Press, London.
- Birkhead, T.R. & Møller, A.P. (1998). Sperm competition and sexual selection. — Academic Press, London.
- Birkhead, T.R. (1979). Mate guarding in the magpie *Pica pica*. — *Anim. Behav.* 27: 866-974.
- Björklund, M. & Westman, B. (1986). Adaptive advantages of monogamy in the great tit (*Parus major*): an experimental test of the polygyny threshold model. — *Anim. Behav.* 34: 1436-1440.
- Carpenter, C.C. (1962). Patterns of behavior in two Oklahoma lizards. — *Am. Midl. Nat.* 67: 132-151.
- Carpenter, C.C. & Ferguson, G.W. (1977). Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. — In: *Biology of the Reptilia. Ecology and Behavior A*. Vol. 7 (Gans, C. & Tinkle, D.W., eds). Academic Press, London, p. 335-554.
- Censky, E.J. (1995). Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. — *Behaviour* 132: 529-557.
- Censky, E.J. (1997). Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40: 221-225.

- Cooper, W.E. Jr., Vitt, L.J., Hedges, R. & Huey, R. (1990). Locomotor impairment and defense in gravid lizards (*Eumeces laticeps*): behavioral shift in activity may offset costs of reproduction in an active forager. — Behav. Ecol. Sociobiol. 27: 153-157.
- Cox, C.R. & Le Boeuf, B.J. (1977). Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. — Am. Nat. 111: 317-335.
- Cuadrado, M. (2001). Mate guarding and social mating system in male common chameleons (*Chamaeleo chamaeleon*). — J. Zool. 255: 425-435.
- Cuéllar, O. (1966). Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. — J. Morphol. 119: 7-20.
- Cuéllar, O. (1968). Additional evidence for true parthenogenesis in lizards of the genus *Cnemidophorus*. — Herpetologica 24: 146-150.
- Dickinson, J.L. (1986). Prolonged mating in the milkweed leaf beetle *Labidomera clivicollis* (Coleoptera: Chrysomelidae): a test of the "sperm loading" hypothesis. — Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 331-338.
- Eberhard, W.G. (1996). Female control: sexual selection by cryptic female choice. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Gaviño, G. & Uribe, Z. (1978). Algunas observaciones ecológicas en la Isla Isabel, Nayarit, con sugerencias para el establecimiento de un parque nacional. — Unpublished MS, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gowaty, P.A. & Plissner, J.H. (1987). Association of male and female American robins (*Turdus migratorius*) during the breeding season: paternity assurance by sexual access or mate guarding? — Willson Bull. 99: 56-62.
- Hoerig, J.M. & Heisey, D.M. (2001). The abuse of power: the pervasive fallacy of power calculations for data analysis. — Am. Stat. 55: 19-24.
- How, T.L. & Bull, C.M. (2002). Reunion vigour: an experimental test of the mate guarding hypothesis in the monogamous sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*). — J. Zool. 257: 333-338.
- Lewis, A.R., Tirado, G. & Sepúlveda, J. (2000). Body size and paternity in a teiid lizard (*Ameiva exsul*). — J. Herpetol. 34: 110-120.
- Lumpkin, S., Kessel, K., Zenone, P.G. & Erickson C.J. (1982). Proximity between the sexes in ring doves: social bonds or surveillance? — Anim. Behav. 30: 506-513.
- Madsen, T. (1987). Cost of reproduction and female life-history tactics in a population of grass snakes, *Natrix natrix*, in southern Sweden. — Oikos 49: 129-132.
- Manly, B.F.J. (1997a). RT: A program for randomization testing (software).
- Manly, B.F.J. (1997b). Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology, 2<sup>nd</sup> edn. — Chapman and Hall, London.
- Marco, A. & Pérez-Mellado, V. (1999). Mate guarding, intrasexual competition and mating success in males of the non-territorial lizard *Lacerta schreiberi*. — Ethol. Ecol. Evol. 11: 279-286.
- Martin, K. (1984). Reproductive defence priorities of male willow ptarmigan (*Lagopus lagopus*): enhancing mate survival or extending paternity options? — Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 57-63.
- Mendoza-Varela, E.L. (2006). Riesgo de competencia espermática y gasto en eyaculado en la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. — Unpublished undergraduate thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Moore, M.C. & Crews, D. (1986). Sex steroid hormones in natural populations of a sexual whiptail lizard *Cnemidophorus inornatus*, a direct evolutionary ancestor of a unisexual parthenogen. — Gen. Comp. Endocrinol. 63: 424-430.

- Moore, M.C., Whittier, J.M. & Crews, D. (1985). Sex steroid hormones during the ovarian cycle of an all-female, parthenogenetic lizard and their correlation with pseudosexual behavior. — *Gen. Comp. Endocrinol.* 60: 144-153.
- Newton, W.D. & Trauth, S.E. (1992). Ultrastructure of the spermatozoon of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria: Teiidae). — *Herpetologica* 48: 330-343.
- Olsson, M. & Madsen, T. (1998). Sexual selection and sperm competition in reptiles. — In: Sperm competition and sexual selection (Birkhead, T.R. & Møller, A.P., eds). Academic Press, London, p. 503-577.
- Olsson, M. & Shine, R. (1998). Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus*. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43: 359-363.
- Olsson, M. (1993). Contest success and mate guarding in male sand lizards, *Lacerta agilis*. — *Anim. Behav.* 46: 408-409.
- Parker, G.A. (1982). Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. — *J. Theor. Biol.* 96: 281-294.
- Reeder, T.W., Cole, C.J. & Dessauer, H.C. (2002). Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): a test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. — *Am. Mus. Nov.* 3365: 1-61.
- Shine, R. (1980). "Costs" of reproduction in reptiles. — *Oecologia* 46: 92-100.
- Tokarz, R.R. & Slowinski, J.B. (1990). Alternation of hemipenis use as a behavioural means of increasing sperm transfer in the lizard *Anolis sagrei*. — *Anim. Behav.* 40: 374-379.
- Zaldívar-Rae, J., Drummond, H., Ancona-Martínez, S., Manríquez-Morán, N.L. & Méndez-De La Cruz, F.R. (in press). Breeding season and female reproductive asynchrony in the Western Mexican whiptail lizard *Aspidoscelis costata* on Isla Isabel, Mexico. — *Southwest. Nat.*
-

## **Capítulo 4**

### **El acompañamiento como custodia de pareja en la lagartija rayada**

Zaldívar-Rae, J., Graves, J.A., Ritchie, M.G. y Drummond, H. Guard behind bars: experimentally reducing mate guarding does not affect paternity in a teiid lizard. Para enviar a *Ethology* o publicación similar.

**Guard behind bars: experimentally reducing mate guarding does not affect paternity  
in a teiid lizard**

Jaime Zaldívar-Rae<sup>1</sup>, Jefferson A. Graves<sup>2</sup>, Michael G. Ritchie<sup>2</sup> and Hugh Drummond<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Conducta Animal, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, C.P. 04510, Ciudad Universitaria, México D.F., México.

<sup>2</sup> Environmental and Evolutionary Biology, University of St. Andrews, KY16 9TS, UK.

CORRESPONDING AUTHOR: Jaime Zaldívar-Rae

Laboratorio de Conducta Animal, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70-275, C.P. 04510, Ciudad Universitaria, México D.F., México.

Phone: (+52) 55 56 22 90 07

E-mail: [zaldivar@miranda.ecologia.unam.mx](mailto:zaldivar@miranda.ecologia.unam.mx)

SHORT TITLE: Mate guarding and paternity in whiptail lizards

Male accompaniment of receptive female Western Mexican whiptail lizards, *Aspidoscelis costata*, is consistent with mate guarding, but as in other presumed mate guarders, there is little evidence that reduction of guarding reduces fertilization success. We used captive groups of 3 males and 1 female to test whether confining male companions on their second day of accompaniment results in increased extra-pair copulations by females (EPCs) and diminished paternity for companions, relative to control groups where companions were not confined. Experimental females had more consensual EPCs and non-consensual EPCs (involving male aggression and apparent female resistance) than controls, and experimental companions copulated less frequently than controls. Despite these disadvantages, experimental companions did not sire a smaller proportion of the clutch than controls, whose partners had only rare opportunistic EPCs. Our results indicate that accompaniment does prevent EPCs and gives males access to copulations when these are likely to occur. However, when EPCs occur, females may cryptically control fertilisations so as to obtain multiple paternity, effectively bet-hedging among sires of unreliably assessed quality.

**Keywords:** mate guarding, sperm competition, female control, multiple mating, extra-pair paternity, lizards.



In many animals, males remain close to or in contact with females around the time of ovulation (Birkhead and Møller 1998; Smith 1984). Such behavior is commonly regarded as mate guarding (Alcock 1994; Birkhead and Møller 1992; Gowaty and Plissner 1987) by which males prevent females from copulating with other males and reduce the risk of sperm competition (Parker 1982) and, in species with internal fertilization, cryptic female choice (Eberhard 1996) against the accompanying male. Pre-copulatory mate guarding is expected when males can find females that have not yet mated or ovulated, and when the first male to copulate has a fertilization advantage (Simmons and Siva-Jothy 1998); post-copulatory mate guarding is expected when the last male to copulate fertilizes all or most eggs (Alcock 1994; Parker 1970).

There is widespread empirical support for behavioral predictions of the mate guarding hypothesis in vertebrate internal fertilizers (mostly for birds, but also reptiles and mammals): male companions follow females rather than vice versa, attack other males, thwart extra-pair copulations (EPCs) and increase the intensity of accompaniment when females are receptive and at high male densities; while females whose male companions are removed sustain more EPCs (e.g. Anderson and Vitt 1990; Birkhead and Møller 1992 1998; Björklund and Westman 1983; Censky 1995; Cooper and Vitt 1997; Cuadrado 2000; Dickinson 1997; Dickinson and Leonard 1996; How and Bull 2002; Kempenaers et al. 1995; Komdeur et al. 1999; Lifjeld and Robertson 1992; Rodrigues 1998; Westneat 1994; Zaldívar-Rae and Drummond, 2007). However, a crucial prediction of the mate guarding hypothesis has seldom been tested: that removing or otherwise restricting a male companion negatively affects his fertilization success (Alcock 1994). Male companions that have been stopped from accompanying females sire fewer offspring relative to controls in eastern bluebirds (MacDougall-Shackleton et al. 1996), wheatears (Currie et al. 1999) and house wrens (Brylawski and Whittingham 2004) or face increased probability of extra-pair paternity in their broods (Chuang-Dobbs et al. 2001), while no effect of removal was found in red-winged blackbirds (Westneat 1994) and house martins (Riley et al. 1995). Hence, the evidence so far is contradictory and taxonomically restricted to birds.

In some lizard species males accompany females before receptivity (Cuadrado 2001; Olsson and Shine 1998) or after their first copulation (Anderson and Vitt 1990; Censky 1995; Cooper and Vitt 1997; Olsson 1993). This has been interpreted as a male

adaptation to obtain primary copulatory access to receptive females and to prevent EPCs (i.e. post-copulatory mate guarding; Cuadrado 2001; How and Bull 2002; Olsson 1993; Olsson and Shine 1998). To our knowledge, the paternity protection function of such accompaniment has not been directly assessed in a reptile, despite reports of multiple paternity in species where accompaniment occurs (e.g. Lewis et al. 2000; Olsson et al. 1996b; Olsson et al. 2005).

We evaluated the predictions of the mate-guarding hypothesis in Western Mexican whiptail lizards, *Aspidoscelis costata* (Teiidae). In this species, males accompany receptive (near-ovulation) females for up to 2 days after the first copulation until shortly after fertilization, and male companions attack other males (Zaldívar-Rae and Drummond, 2007), suggesting that accompaniment is post-copulatory mate guarding. We confined male companions during their second day of accompaniment and measured the effect of confinement on the occurrence of EPCs and paternity of male companions relative to rivals. If accompaniment is a post-copulatory paternity guard, we predicted that females with confined male companions should have increased frequencies of extra-pair behavior (including opportunistic and consensual copulations). As a result, confined male companions should have lower paternity than free male companions.

## **METHODS**

### **Study species**

Western Mexican whiptails of Isla Isabel, an 82 ha volcanic island 28 km off the coast of Nayarit, Mexico, are medium sized (to 110 mm in snout-vent length, SVL) diurnal, wide foraging, non-territorial lizards. Females with ovulatory size follicles become receptive and, after being courted by a male, eventually remain still and copulate with him (consensual copulations; Zaldívar-Rae et al., 2008; see Carpenter and Ferguson 1977 for a detailed description of copulatory behavior in teiids). From this moment and for the next 1 to 2 days, the male closely follows the female and repeatedly copulates with her (Zaldívar-Rae and Drummond, 2007). Eight to 12 days after the end of accompaniment, females deposit and abandon 1 to 5 eggs in underground burrow-nests (Zaldívar-Rae et al., 2008).

Other males stealthily approach, chase and bite-hold accompanied females to sustain non-consensual copulations despite attacks from male companions. In response, females wriggle and pull away, sometimes escaping the opportunistic male's grip and running away before copulation (opportunistic copulation attempts; Zaldívar-Rae and Drummond, 2007), but it is unclear whether this is actual rejection or evaluation of opportunistic males. It is unknown whether accompanied females seek or accept copulations when the male companion is absent. Sperm storage between successive ovulations does not seem to occur in *Aspidoscelis* (Cuéllar 1966, 1968; Newton and Trauth 1992), but multiple paternity within a single clutch occurs in teiids (Lewis et al. 2000). There are no studies on the fertilization success of EPCs in teiids.

### **Field procedures, enclosures and husbandry**

During May – August 2002 and 2003 we sequentially housed tetrads of three males and one female in three 30 m<sup>2</sup> circular semi-natural enclosures on Isla Isabel, and watched them from an adjacent hide. The enclosures included shade, leaf litter, fallen tree branches, clay tile mounds for refuge, ad-libitum water and wild-caught prey provided daily (cockroaches, *Periplaneta americana*).

To assemble each tetrad, we first captured three widely dispersed adult males (henceforth, a triad) and, at dusk the same day, released them simultaneously in the enclosure. Males were, on average, 98.1 mm in SVL (range = 93.1 to 107.7 mm,  $N = 60$  males in 20 triads), and the largest and smallest males in a triad differed by an average 1.5 mm (range: 0.0 – 3.7 mm,  $N = 20$  triads). Experimental and control triads did not differ in within-triad average SVL ( $98.3 \pm 1.0$  mm vs.  $98.0 \pm 1.2$  mm, respectively;  $T = 0.19$ ,  $df = 18$ ,  $P = 0.85$ ) or the difference in SVL between the largest and smallest male ( $1.6 \pm 0.3$  mm vs.  $1.5 \pm 0.2$  mm, respectively;  $T = 0.08$ ,  $df = 18$ ,  $P = 0.94$ ). To complete the tetrad, we captured a pre-ovulatory adult female (absence of enlarged follicles, determined by palpation of the abdomen) and released her in the enclosure at dusk the next day. On average, females were 88.7 mm in SVL (range = 83.0 to 95.3 mm,  $N = 20$  females). Experimental and control females did not differ in SVL ( $89.3 \pm 0.9$  mm vs.  $88.2 \pm 1.1$  mm, respectively;  $T = 0.79$ ,  $df = 18$ ,  $P = 0.44$ ).

We individually marked cold-anaesthetized lizards by sewing colored glass beads to their tails under aseptic conditions (Fisher and Muth 1989) before releasing them in the enclosures. At the end of the study, we removed the marks and released all lizards unharmed at their original capture sites. Our pilot studies showed that marked lizards can be observed for several months without any indication of infection or further damage to the tail, behave similarly to unmarked lizards, and show no lasting effect in their behavior or survival in the week following mark removal.

### **Experimental and control trials**

Each season, we randomly assigned the first tetrad to either experimental or control treatment, and alternately assigned subsequent tetrads to each treatment until the end of the season. We conducted experimental and control trials at the same time in different enclosures. One to 24 days after release in the enclosure (days -24 to -1), females became receptive and consensually copulated with a male, then he initiated accompaniment (see criteria below). In the 10 experimental trials (7 in 2002 and 3 in 2003) we observed the male and female on the first day of accompaniment (day 1), then noosed the male companion on day 2 as he left his burrow and placed him in a roofed wire cage (30 x 20 x 20 cm; with a water bowl) in the centre of the enclosure, where he was detectable by the female while unable to follow her. The male companion was released from the cage after dusk on day 2; at least two hours after the other lizards had entered their burrows. Upon release, all male companions promptly entered a burrow or refuge. When they emerged on the morning of day 3, 8 experimental companions did not resume accompaniment, while 2 accompanied during most of that day (only), showing a similar duration of accompaniment to controls (see Results).

In the 10 control trials (6 in 2002 and 4 in 2003), accompaniment went on for 2, 3 or 5 days (6, 3 and 1 companions, respectively) until it ended naturally, without any disturbance. Thus, experimental and control trials were equal up to accompaniment day 1. We did not simulate capture and confinement of companions on day 2 because, in pilot trials, this disrupted accompaniment.

## **Behavioral recordings**

From the first morning of triad presence in the enclosures until the end-of-trial day (see below), a pair of observers recorded lizard behavior in alternate 2-hour shifts between 0700 and 1700 h, or until nightfall if lizards were still in sight after 1700 h. Observers estimated the distance between male companions and females every 10 min after their first consensual copulation. Accompaniment was confirmed on a given day if the male was <50 cm from the female on >50% of estimations, and ended when this did not occur (end-of-trial day; Zaldívar-Rae and Drummond, 2007).

On day 2, distance estimations in experimental trials were between the cage and the female. Male companions stay near a female's burrow after she enters it at the end of the day in other teiids (*Ameiva plei*; Censky 1995) and possibly in *A. costata* (Zaldívar-Rae, personal observations). To confirm this, after females entered burrows, observers estimated the distance between the male companion and the burrow's entrance every 10 min until the end of observations. In addition, observers recorded when male companions entered or left burrows, as well as burrow location.

Observers recorded all opportunistic copulations and attempts and consensual copulations according to the criteria in Zaldívar-Rae and Drummond (2007). Copulations with non-accompanying males were EPCs, and those with the male companion were retaliatory if they occurred within 5 min of an EPC.

## **Paternity analyses**

After the end-of-trial day, we captured all tetrad members and placed the female in a partially shaded 5-gallon plastic bucket lined with moist soil and covered with mosquito mesh. Every day until egg-laying 8 to 12 days later, we provided females with water and live cockroaches and let them bask by placing buckets in the sun. We incubated eggs individually for 10 to 12 d at room temperature (26.5 – 32°C), collected embryos and preserved them in 96% ethanol until DNA extraction in the lab. Only 6 control and 6 experimental clutches were successfully incubated, because several or all eggs in 8 clutches were lost to fungal infection. We used heparin-rinsed capillary tubes to collect blood from the post-orbital sinus of adult lizards (immediately after capture for males and after egg-laying for females), preserved samples in lysis buffer (2% SDS, 100mM Tris HCl, 100 mM

EDTA; pH = 8.0) and released lizards at their original capture sites one day after blood collection.

We extracted DNA from embryonic tissues and blood with Qiagen DNeasy™ kits (Qiagen Inc.) and genotyped each male, female and embryo using 6 polymorphic microsatellite DNA loci (*Cvan 24* and *Cvan 7* from *Cnemidophorus vanzoi*, Rowe et al. 2002; and *Acos 2*, *Acos 3*, *Acos 5* and *Acos 6* from *A. costata*, Crawford et al., in the press). PCR reactions were carried out as in Crawford et al. (in the press) on a Techne thermocycler according to the following program: a 5 min denaturing step at 94°C, followed by 26 to 28 amplification cycles at 94°C for 30 sec, 59-65°C for 40 sec (annealing) and 72°C for 40 sec, and a final 5 min extension step at 72°C. Annealing temperatures were 59°C for *Cvan 24*, 61°C for *Cvan 7*, *Acos 2*, *Acos 3* and *Acos 5*, and 65°C for *Acos 6*. We ran PCR products of all members of a tetrad and the offspring in contiguous lanes of 6% poly-acrylamide gels at 1.6 kV for 3 to 5 h, and stained gels with 0.001% silver nitrate. For each locus, we compared the band pattern of each embryo with those of the dam and the three triad members; after discounting bands shared by the dam and embryo, we established which males had bands matching those of the embryo (potential sires). Knowing all potential sires made a probabilistic approach to paternity assignment unnecessary; instead, we simply excluded a potential sire from the paternity of an embryo whenever there was a single mismatched locus.

### **Analysis**

For all trials, we subtracted the frequencies of opportunistic copulation attempts by extra-pair males, opportunistic EPCs and consensual EPCs on day 1 from those on day 2, and compared the mean differences of experimental and control trials. We used randomization tests when ties in data rendered other statistical procedures inadequate (Manly 1997a, b). We report mean  $\pm$  1 standard error, and 95% confidence intervals (CI) for non-significant statistical results instead of observed power, following Hoenig and Heisey (2001) and Colegrave and Ruxton (2003).

## RESULTS

### Behavior

Modal duration of accompaniment in the 10 control trials was 2 days (range: 2 to 5 days). In all control and experimental trials, after male courtship and consensual copulation on day 1 the male became vigilant and remained within 50 cm of the female, aggressively rejecting other males, similar to free-ranging pairs in accompaniment (Ancona-Martínez 2005). On day 2, control companions emerged from burrows, basked, found the female after she emerged from her burrow and resumed accompaniment. After a few minutes or hours the pair copulated consensually, and this was followed by further accompaniment and consensual copulations. While the 10 experimental companions were caged, females emerged from their burrows and spent, on average, 98% of their active time > 1m away from the cage. Thus, females did not remain near confined male companions. Four control and 4 experimental females (40% of subjects) did not emerge from their burrows on the end-of-trial day, presumably remaining sexually unavailable to males (Figure 1).

On day 1, after females last entered a burrow, male companions remained within 50 cm of its entrance for, on average, 2.6 h (range: 0.2 to 8.7 hours; 5 experimental and 6 control males) or entered the female's burrow, did not leave it by nightfall and emerged from it the next morning (4 experimental and 3 control males). Similarly, on day 2, 4 control companions stayed within 50 cm of the female's burrow for, on average, 2.5 h (range = 1.8 to 5.2 h), and 3 control companions entered the female's burrow, stayed inside by nightfall and left it the next morning. During male companion confinement on day 2, 3 of 10 females were accompanied by a substitute male, and two of these substitutes stayed within 50 cm of the burrow entered by the female at the end of the day for 2.1 h (range = 1.3 to 2.8 h), while another stayed in the female's burrow for 5.2 h before going to another burrow.

Random assignment of tetrads to experimental or control trials was effective: on day 1 experimental and control groups performed similar frequencies of opportunistic copulation attempts and opportunistic and consensual EPCs (100,000 randomizations per test;  $P \geq 0.76$  for all three variables; Figure 2a, b). Experimental females showed significantly greater increases in frequencies of opportunistic and consensual EPCs from

day 1 to day 2 than controls (100,000 randomizations;  $P = 0.02$  and  $P=0.006$ , respectively; Figure 2a, b). Indeed, no consensual EPCs by control females were observed on day 2 (Figure 2b). Opportunistic copulation attempts on experimental females did not increase more from day 1 to day 2 than those on control females (100,000 randomizations;  $P = 0.63$ ; CI difference of means:  $-0.73$  to  $0.26$ ). We observed no retaliatory copulations by male companions after release.

Compared to control companions, by the end-of-trial day the 10 experimental companions had performed 46% fewer total copulations (opportunistic plus consensual copulations;  $5.7 \pm 0.7$  vs.  $3.7 \pm 0.4$  copulations, respectively;  $T = 2.37$ ,  $df = 18$ ,  $P = 0.03$ ) and fewer total copulations relative to rivals ( $87.6 \pm 6.5\%$  vs.  $60.0 \pm 6.8\%$  of all copulations sustained by the female, respectively;  $T = 2.92$ ,  $df = 18$ ,  $P = 0.009$ ).

In summary, caging companions on day 2 increased the frequency of opportunistic and consensual EPCs by female partners, although not the frequency of unsuccessful opportunistic attempts on those partners. Moreover, male companions copulated less than rivals. These trends were similar when we analyzed only the 6 experimental and 6 control trials for which paternity could be determined (Table 2).

## **Paternity**

There was no difference in size between the 6 control and 6 experimental clutches (all from 2002) with paternity determinations ( $4.2 \pm 0.17$  vs.  $4.3 \pm 0.33$  eggs, respectively;  $T = -0.45$ ,  $df = 10$ ,  $P = 0.7$ ; Table 1). We unequivocally resolved the paternity of 50 of the 51 embryos obtained in these clutches. For the remaining embryo, two males could not be excluded as sires and we assigned paternity to the only male we observed copulating with the dam (the male companion).

Experimental and control companions did not differ in the percentage of eggs that they sired (Table 2), not even when we deleted the 1 experimental and 2 control companions who faced no EPCs and obtained full paternity (Table 2). In both comparisons the 95% confidence interval around zero difference was wide, so our data fall short of demonstrating that caging has no effect on paternity. There were no trials where the three males shared the paternity of the clutch. Seven of the 9 male companions (4 controls and 5 experimentals) whose females had at least one EPC lost between some and all paternity.



These included a control clutch where a non-accompanying male obtained full paternity even though he only copulated on days -2 and -1, and another control clutch where 2 of the 4 embryos were sired by a non-accompanying male despite our failing to observe any EPCs (Table 1; Figure 1).

## DISCUSSION

On accompaniment day 1, opportunistic EPCs were infrequent in experimental and control trials, and consensual EPCs did not occur at all, similar to free-ranging pairs in accompaniment (Zaldívar-Rae and Drummond, 2007). Caging male companions on accompaniment day 2 allowed their rivals to achieve both more opportunistic and more consensual copulations, but did not result in more failed opportunistic attempts (in terms of overt behavior, not paternity). Indeed, as in free-ranging pairs (Zaldívar-Rae and Drummond, 2007), consensual EPCs never occurred when male companions were free to escort the female. The result was that by the end of accompaniment caged male companions had performed fewer copulations than rivals and probably inseminated females less. However, despite this apparent setback, male companions did not compensate by copulating more after being released. Thus, accompaniment is clearly a guard against opportunistic and consensual EPCs, and it also gives males access to females when copulations are likely to occur (Gowaty and Plissner, 1987; Zaldívar-Rae and Drummond, 2007).

Experimental companions did not lose more paternity than controls, contrary to a key prediction of the post-copulatory mate guarding hypothesis (Alcock 1994). However, given our small samples and the wide confidence interval for the difference between treatments, we cannot be entirely confident that paternity was unaffected by caging (but see further discussion on this point below). Some of our results are similar to patterns observed in pre-copulatory mate guarding of insects (Simmons and Siva-Jothy 1998); male companions are likely to be the first to copulate (Figure 1), obtain full paternity if their females have no EPCs (Table 1) and stop accompanying shortly after fertilization (Zaldívar-Rae and Drummond, submitted). We suggest that the courtship period preceding the first copulation in *A. costata* may be a pre-ovulatory guard that increases primary

copulatory access and prevents EPCs, thus impeding rival sperm access to the fertilization site before ovulation and fertilization.

It is puzzling that control companions, who faced only rare opportunistic EPCs, and experimental companions, who faced increased opportunistic and consensual EPCs, obtained similar percentages of paternity (Tables 1 and 2). This means that (1) on average, control companions lost more paternity per EPC than experimental companions and (2) the fertilization success of companions was not a direct function of their frequency of copulations relative to rivals. This result cannot be satisfactorily explained by companions having more competitive ejaculates than extra-pair males or vice versa (i.e. differential sperm competitive abilities, such as differential ejaculate expenditures; Parker 1998). Were companions' ejaculates more competitive, controls should have obtained higher paternity than experimentals, in direct relation to their higher copulation frequencies relative to rivals. Conversely, if extra-pair males had more competitive ejaculates, they should have had higher paternity in experimental trials, where they had considerable mating advantage over companions.

A possible explanation for the similarity in paternity by male companions between treatments is that females could have differentially affected insemination success, so that not all copulations resulted in the transfer of sperm. Potential means for females to achieve this would be to suspend copulation before ejaculation (improbable because males seem to control copulation duration by means of copulatory bite-holds; see Zaldívar-Rae and Drummond, 2007) or prevent sperm from entering the oviducts by expelling ejaculates from the cloaca or diverting them to the intestine. We have never seen any behavior suggesting that females expel sperm after copulation, but large amounts of sperm enter the intestine rather than the oviducts in the lizard *Anolis carolinensis* (Conner and Crews 1980) and this may be the case in whiptails.

Another explanation for our paternity results is that females influenced the outcome of sperm competition (Eberhard 1998), allocating paternity to companions and rivals regardless of their relative mating success. Females might achieve this by adjusting the timing of ovulation relative to copulation with different males. If sperm competition works as a fair raffle (Parker 1990), such adjustment could affect the relative numbers of sperm from companion and extra-pair males present at the fertilization site when eggs arrive. In

effect, females would be controlling the odds in the raffle by deciding when the winning tickets are picked. Five observations support this. First, observed multiple paternity implies that ovulation occurred after sperm from the two sires reached the fertilization site and mixed (Figure 1), because reptiles ovulate all eggs in a clutch simultaneously (Olsson and Madsen 1998) and *Aspidoscelis* lizards have no sperm storage structures (Cuéllar 1966, 1968; Newton and Trauth 1992; confirmed in our study because for all our embryos, sires were among triad males). Second, ovulation and fertilization can occur many hours after receptivity begins, because several experimental companions who only copulated on day 1 co-sired clutches with a rival who only copulated on day 2 (Table 1). Third, the timing of ovulation and fertilization within the receptivity window varied (Figure 1). For instance, full paternity by a non-accompanying male in control trial 5 indicates ovulation at the beginning of receptivity (before sperm from the companion reached the fertilization site), while full paternity by the companion in experimental trial 6 (where an extra-pair male had twice as many copulations as him on day 2) indicates ovulation late on day 1 or early on day 2 (Table 1 and Figure 1). Fourth, 40% of females stayed in their burrows throughout the end-of-trial day, suggesting that as ovulation approaches females may avoid further copulations when satisfied with the ejaculate mix achieved by their history of inseminations (Figure 1). Fifth, females take advantage of opportunities to collect ejaculates from different males, as revealed by the occurrence of consensual EPCs during confinement of male companions. In addition, we found some evidence that females may seek such opportunities: one clutch showed mixed paternity despite us observing no EPCs by the female (control female 4, Table 1). Visibility in the enclosures was almost complete (roughly 99% of the total area) and opportunistic copulations involve conspicuous male chasing and female “rejection”, so we surmise that the unobserved copulation was consensual and occurred inside a refuge. Females may sometimes hide to circumvent mate guarding and sustain EPCs.

In *A. costata*, mating does not seem to confer material benefits to females: males do not defend resources or provide nuptial gifts (Ancona-Martínez 2005). Thus, the occurrence of consensual EPCs without subsequent accompaniment that result in fertilizations suggests that females seek fertility assurance or genetic benefits. In the latter case, the mixed paternity resulting from consensual EPCs is consistent with genetic bet-hedging under the

good genes hypothesis (Yasui 1998, 2001): receiving a copulation (whether opportunistic or consensual) from an extra-pair male may indicate to a female that her companion is of poor quality and provoke her to use extra-pair sperm to fertilize part of her clutch.

Copulating with multiple males could yield other genetic benefits. It could minimize the deleterious effects of inbreeding (e.g. producing stillborn and malformed offspring; Madsen et al. 1992; Olsson et al. 1996a), which could be likely in insular populations like Isabel (allelic richness in this population is low in comparison to mainland populations of whiptail species; Crawford et al., 2008). Copulation with multiple males could also reduce genetic incompatibility (Bretman et al. 2004), and result in offspring with higher viability (e.g. Kempenaers et al. 1999; Newcomer et al. 1999; Tregenza and Wedell 2002, and references therein), shorter gestation times, increased body size and better developed anti-predatory abilities (Evans and Magurran 2000; Ojanguren et al. 2005).

If male companions get some fertilisations regardless of their mating success relative to rivals, why do they prolong accompaniment after their first copulation rather than seeking additional mates? There are two, possibly complementary, explanations. First, opportunities for mating with additional females are scarce: in an average 2-day period, only about 5% of the females on Isla Isabel are near ovulation (Zaldívar-Rae, unpublished data). Second, if males cannot predict or detect ovulation within the female's receptive period, they may play safe by accompanying the female until the end of receptivity signals that fertilisation has occurred. A male that departed promptly after copulation would risk his sperm dying or being displaced by a rival's sperm before ovulation.

## REFERENCES

- Alcock J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. *Ann. Rev. Entomol.* 39:1-21.
- Ancona-Martínez S. 2005. Costos energéticos del acompañamiento de hembras para los machos de la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. Unpublished undergraduate thesis. Mexico City: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Anderson RA, Vitt LJ. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84:145-157.

- Birkhead TR, Møller AP. 1992. Sperm competition in birds: evolutionary causes and consequences. London: Academic Press.
- Birkhead TR, Møller AP, editors. 1998. Sperm competition and sexual selection. London: Academic Press.
- Björklund M, Westman B. 1983. Extra-pair copulations in the pied flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). Behav. Ecol. Sociobiol. 13: 271-275.
- Bretman A, Wedell N, Tregenza T. 2004. Molecular evidence of post-copulatory inbreeding avoidance in the field cricket *Gryllus bimaculatus*. Proc. R. Soc. Lond. B. 271:159-164.
- Brylawski AMZ, Whittingham LA. 2004. An experimental study of mate guarding and paternity in house wrens. Anim. Behav. 68:1417-1424.
- Carpenter CC, Ferguson GW. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. In: Gans C, Tinkle DW, editors. Biology of the Reptilia. Ecology and Behavior A. Vol. 7. London: Academic Press. p. 335-554.
- Censky EJ. 1995. Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. Behaviour 132:529-557.
- Chuang-Dobbs HC, Webster MS, Holmes RT. 2001. The effectiveness of mate guarding by male black-throated blue warblers. Behav. Ecol. 12:541-546.
- Conner J, Crews D. 1980. Sperm transfer and storage in the lizard *Anolis carolinensis*. J. Morphol. 163:331-348.
- Cooper, WE Jr., Vitt LJ. 1997. Maximizing male reproductive success in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): preliminary evidence for mate guarding, size-assortative pairing, and opportunistic extra-pair mating. Amphibia-Reptilia 18:59-73.
- Colegrave N, Ruxton GD. 2003. Confidence intervals are a more useful complement to nonsignificant tests than are power calculations. Behav. Ecol. 14:446-450.
- Crawford NG, Zaldívar-Rae J, Hagen C, Schable A, Rosenblum EB, Graves JA, Reeder TW, Ritchie MG, Glenn TC. 2008. Thirteen polymorphic microsatellite DNA loci from whiptails of the genus *Aspidoscelis* (Teiidae: Squamata) and related cnemidophorine lizards. Mol. Ecol. Res. 8:219-223.
- Cuadrado M. 2001. Mate guarding and social mating system in male common chameleons (*Chamaeleo chamaeleon*). J. Zool., Lond. 255:425-435.

- Cuéllar O. 1966. Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. *J. Morphol.* 119:7-20.
- Cuéllar O. 1968. Additional evidence for true parthenogenesis in lizards of the genus *Cnemidophorus*. *Herpetologica* 24:146-150.
- Currie D, Krupa AP, Burke T, Thompson DBA. 1999. The effect of experimental male removals on extrapair paternity in the wheatear, *Oenanthe oenanthe*. *Anim. Behav.* 57:145-152.
- Dickinson JL, Leonard ML. 1996. Mate attendance and copulatory behaviour in western bluebirds: evidence of mate guarding. *Anim. Behav.* 52:981-992.
- Dickinson JL. 1997. Male detention affects extra-pair copulation frequency and pair behaviour in western bluebirds. *Anim. Behav.* 53:561-571.
- Eberhard WG. 1996. *Female control: sexual selection by cryptic female choice*. Princeton: Princeton University Press.
- Eberhard WG. 1998. Female roles in sperm competition. In: *Sperm competition and sexual selection* (Birkhead, T.R. and Møller, A.P., eds). London: Academic Press. p. 91-116.
- Evans JP. and Magurran AE. 2000. Multiple benefits of multiple mating in guppies. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 97:10074-10076.
- Fisher M, Muth A. 1989. A technique for permanently marking lizards. *Herpetol. Rev.* 20:45-46.
- Gowaty PA, Plissner JH. 1987. Association of male and female American robins (*Turdus migratorius*) during the breeding season: paternity assurance by sexual access or mate guarding? *Willson Bull.* 99:56-62.
- Hoenig JM, Heisey DM. 2001. The abuse of power: the pervasive fallacy of power calculations for data analysis. *Am. Stat.* 55:19-24.
- How TL, Bull CM. 2002. Reunion vigour: an experimental test of the mate guarding hypothesis in the monogamous sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*). *J. Zool., Lond.* 257:333-338.
- Kempenaers B, Congdon B, Boag P, Robertson RJ. 1999. Extra-pair paternity and egg hatchability in tree swallows: evidence for the genetic incompatibility hypothesis? *Behav. Ecol.* 10:304-311.

- Kempnaers B, Verheyen GR, Dhondt AA. 1995. Mate guarding and copulation behaviour in monogamous and polygynous blue tits: do males follow a best-of-a-bad-job strategy? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36:33-42.
- Komdeur J, Kraaijeveld-Smit F, Kraaijeveld K and Edelaar P. 1999. Explicit experimental evidence for the role of mate guarding in minimizing loss of paternity in the Seychelles warbler. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 266:2075-2081.
- Lewis AR, Tirado G, Sepúlveda J. 2000. Body size and paternity in a teiid lizard (*Ameiva exsul*). *J. Herpetol.* 34:110-120.
- Lifjeld JT, Robertson RJ. 1992. Female control of extra-pair fertilization in tree swallows. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 31: 89-96.
- MacDougall-Shackleton EA., Robertson RJ, Boag PT. 1996. Temporary male removal increases extra-pair paternity in eastern bluebirds. *Anim. Behav.* 52:1177-1183.
- Madsen T, Shine R, Loman J, Håkansson T. 1992. Why do female adders copulate so frequently? *Nature.* 355:440-441.
- Manly BFJ. 1997a. RT: A program for randomization testing (software).
- Manly BFJ. 1997b. Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology, 2<sup>nd</sup>. London: Chapman and Hall.
- Newcomer SD, Zeh JA, Zeh DW. 1999. Genetic benefits enhance the reproductive success of polyandrous females. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 96:10236-10241.
- Newton WD, Trauth SE. 1992. Ultrastructure of the spermatozoon of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 48:330-343.
- Ojanguren AF, Evans JP, Magurran AE. 2005. Multiple mating influences offspring size in guppies. – *J. Fish. Biol.* 67:1184-1188.
- Olsson M, Madsen T. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. In: Birkhead TR, Møller AP, editors. *Sperm competition and sexual selection*. London: Academic Press. p. 503-577.
- Olsson M, Shine R. 1998. Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43:359-363.
- Olsson M. 1993. Contest success and mate guarding in male sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim. Behav.* 46:408-409.

- Olsson M, Gullberg A, Tegelström H. 1996a. Malformed offspring, sibling matings, and selection against inbreeding in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *J. Evol. Biol.* 9:229-242.
- Olsson M, Gullberg A, Tegelström H. 1996b. Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour* 133:367-386.
- Olsson M, Ujvari B, Wapstra E, Madsen T, Shine R, Bensch S. 2005. Does mate guarding prevent rival mating in snow skinks? A test using AFLP. *Herpetologica*. 61:389-394.
- Parker GA. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45:525-567.
- Parker GA. 1982. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. *J. Theor. Biol.* 96: 281-294.
- Parker GA. 1990. Sperm competition games: raffles and roles. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 242:120-126.
- Parker GA. 1998. The evolution of ejaculates. In: Birkhead TR, Møller AP, editors. *Sperm competition and sexual selection*. London: Academic Press. p. 3-54.
- Riley HT, Bryant DM, Carter RE, Parkin DT. 1995. Extra-pair fertilizations and paternity defence in house martins, *Delichon urbica*. *Anim. Behav.* 49:495-509.
- Rodrigues M. 1998. Mate guarding in the chiff-chaff *Phylloscopus collybita*. *Ethol. Ecol. Evol.* 10:55-66.
- Rowe G, Dickinson HC, Gibson R, Funk SM, Fa JE. 2002. St Lucia whiptail lizard *Cnemidophorus vanzoi* (Sauria: Teiidae) microsatellite primers. *Mol. Ecol. Notes* 2:124-126.
- Simmons LW, Siva-Jothy MT. 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection. In: Birkhead TR, Møller AP, editors. *Sperm competition and sexual selection*. London: Academic Press. p. 341-434.
- Smith RL, editor. 1984. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. London: Academic Press.
- Tregenza T, Wedell N. 2002. Polyandrous females avoid costs of inbreeding. *Nature* 415:71-73.
- Westneat DF. 1994. To guard females or go forage: conflicting demands affect the paternity of male red-winged blackbirds. *Am. Nat.* 144:343-354.



- Yasui Y. 1998. The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends in Ecol. Evol.* 13:246-250.
- Yasui Y. 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecol. Res.* 16:605-616.
- Zaldívar-Rae, J. y Drummond, H. (2007) Female accompaniment by male whiptail lizards: is it mate guarding? *Behaviour* 144: 1383-1402.
- Zaldívar-Rae, J., Drummond, H., Manríquez-Morán, N.L., Ancona-Martínez, S., Méndez de la Cruz, F.R. (2008) Seasonal breeding in the Western Mexican whiptail lizard *Aspidoscelis costata* on Isla Isabel, Mexico. *Southwest. Nat.* 53:175-184.

## FUNDING

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (doctoral scholarship 138645 to J.Z.R.); Dirección General de Intercambio Académico - Universidad Nacional Autónoma de México (Student Mobility Scholarship to J.Z.R.); Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado of the Dirección General de Estudios de Posgrado - Universidad Nacional Autónoma de México (202358 and travel support to J.Z.R.); Society for the Study of Amphibians and Reptiles (Grant in Aid to J.Z.R.); Animal Behavior Society (Student Research and Developing Nation Student Research Grants to J.Z.R).

## ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Mexican Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas and the Administration of the Parque Nacional Isla Isabel for permission to work at Isla Isabel. We are grateful to S. Ancona, R. Bolaños, J. Castells, J. Cisneros, A. Earley, I. García, R. González, H. Hernández, G. Hoffmann, P. López, E. Mendoza, E. Mociño, L. Razo, A. Rivera, M. Sánchez, J. Santamaría, A. Terán, E. Villaseñor and E. Zarza, for invaluable help with field work. M. Serrano and B. Franco assisted in lab work. J. Castrejón, L. Cano, E. Delgado and C. Rodríguez provided logistic support. The Secretaría de Marina – Armada de México provided efficient transportation and logistic support while on Isla Isabel, and the fishermen of San Blas and Boca de Camichín, Nayarit, helped us in numerous ways.

Figure 1. Temporal pattern of copulations one-hour blocks, 0600 to 1900 h) in trials followed by paternity analysis. Shading denotes accompaniment by male companions experimental companions were caged upon exiting their burrow, between 0700 and 0900 h, on day 2). White squares denote accompaniment by an extra-pair male. Dark circles and open circles and triangles denote copulations by male companions, extra-pair male 1 and extra-pair male 2, respectively; 'burrow' indicates that the female did not leave her burrow throughout that day end-of-trial day)..

Figure 2. a) Opportunistic and b) consensual copulations by extra-pair males mean frequency  $\pm$  SE) in experimental (filled circles) and control trials (open circles) on accompaniment days 1 and 2.

Table 1. Frequency of copulations and percentage of eggs sired by males. Only clutches where paternity analyses were performed. Days -5 to -1: days before accompaniment started. C: male companion; 1 and 2: non-accompanying males.

Trials	No. of copulations opportunistic : consensual)												Clutch size	% paternity					
	Accompaniment									All experiment									
	days -5 to -1			day 1			day 2			day 3				End of trial			C	1	2
C	1	2	C	1	2	C	1	2	C	1	2	C	1	2					
Control																			
1	0:1			0:2			0:5	1:0		a		0:1	9	0	1	5	100		
2				0:3	1:0		0:3			a			6	1	0	4	75	25	
3				0:2			0:2				0:2		6	0	0	4	100		
4				0:3			0:1			a			4	0	0	4	50	50	
5		1:0	2:0	0:3			0:1			a			4	1	2	4			100
6	2:0			0:4			0:2				0:1		9	0	0	4	100		
Experimental																			
1				0:2			* 0:3			a			2	3	0	5	60	40	
2				0:4			*			a			4	0	0	5	100		
3				0:3			* 2:0			a		1:0	4	2	0	3	33.3	66.7	
4	1:0			0:2			* 1:3			a			3	4	0	5	60	40	
5				0:3			* 2:0			a		1:0	4	2	1	4	50	50	
6				0:2			* 0:3				0:2		2	5	0	4	100		

<sup>a</sup>Accompaniment did not extend beyond day 2.

\*Male companion caged.

Table 2. Eggs sired and copulations performed during the entire trial by experimental and control companions mean  $\pm$  SE; range).

	Experimental	Control	<i>T</i>	<i>df</i>	P value	95% CI for difference of means
Percentage of clutch sired						
all trials	67.2 $\pm$ 11.1%; 33.3 to 100.0%; n = 6	70.8 $\pm$ 16.3%; 0.0 to 100.0%; n = 6	-0.2	10	0.86	-43.8 to 54.1
only trials with EPCs	60.7 $\pm$ 11.0%; 33.3 to 100%; n = 5	56.25 $\pm$ 21.3%; 0.0 to 100%; n = 4	-0.2	7	0.85	-45.7 to 59.3
No. of copulations (opportunistic and consensual)	3.2 $\pm$ 0.4; 2 to 4; n = 6	6.3 $\pm$ 0.9; 4 to 9; n = 6	3.2	10	0.01	-----
Percentage of all copulations sustained by female	55.9 $\pm$ 10.4%; 57.1 to 100.0%; n = 6	83.9 $\pm$ 6.9%; 42.9 to 100.0%; n = 6	2.2	10	0.049	-----

Figure 1

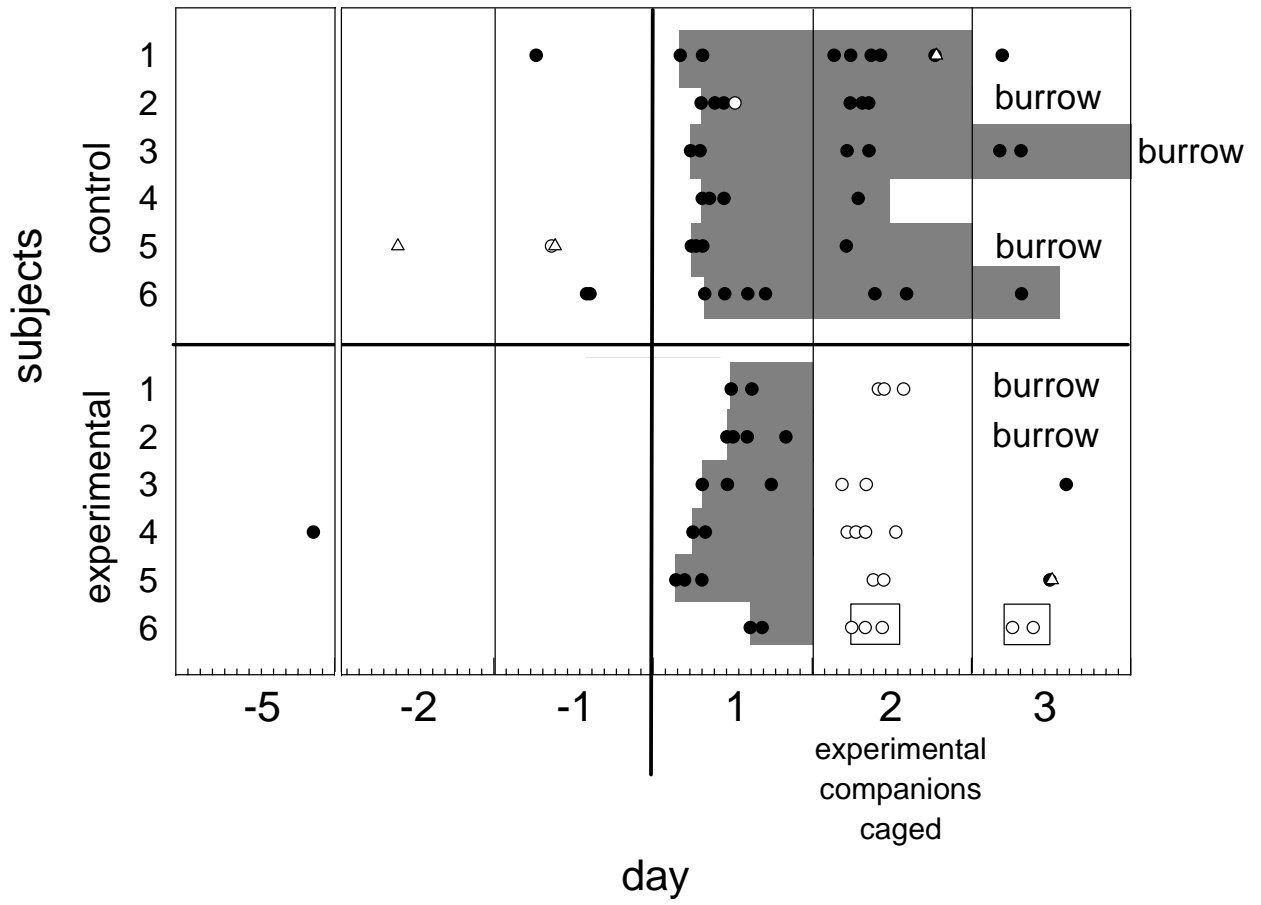
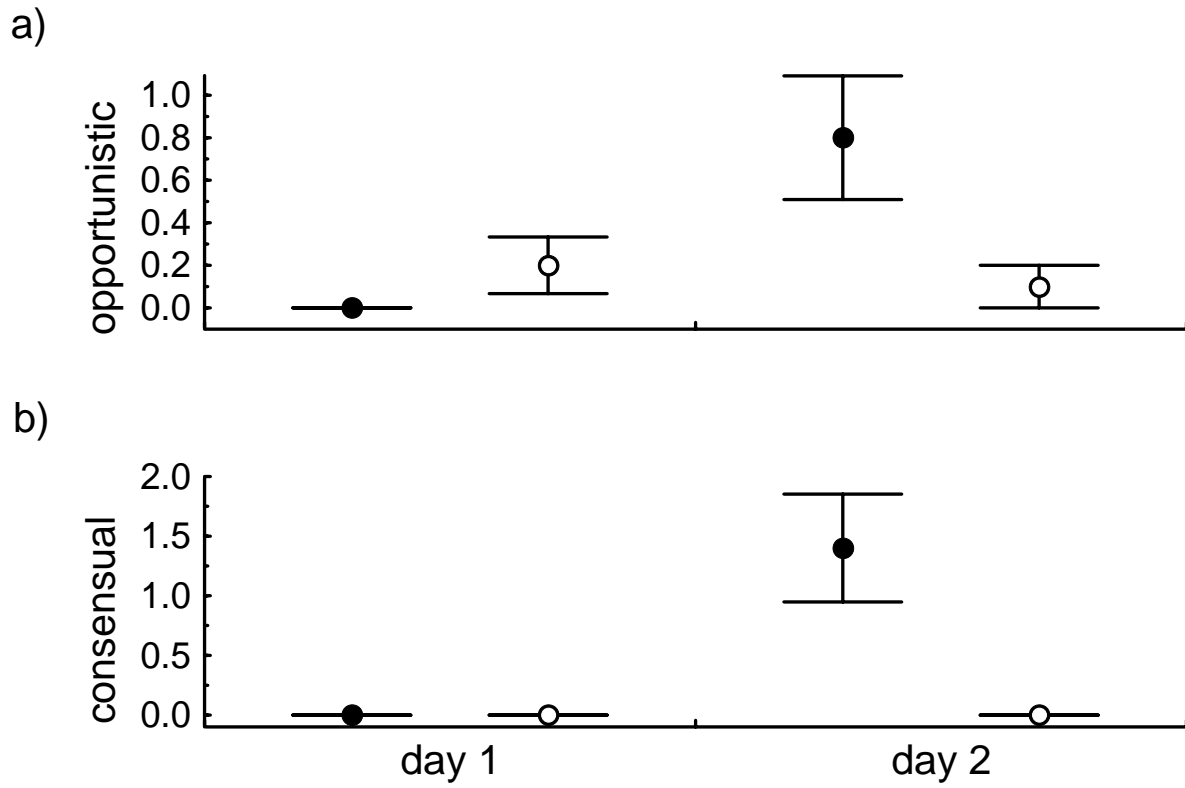


Figure 2



**Capítulo 5**  
**Discusión general**



## **I. El sistema de apareamiento social de la lagartija rayada**

Los primeros dos objetivos de este estudio se enfocaron en la descripción de algunos aspectos del sistema de apareamiento de las lagartijas rayadas de Isla Isabel, haciendo énfasis en la relación que el acompañamiento guarda con diversos momentos del ciclo reproductor de las hembras. En particular, establecí la relación temporal entre el acompañamiento y tres momentos clave del ciclo reproductor femenino: la ovulación, la fecundación y la oviposición (*Capítulos 2 y 3*).

### ***Ciclo reproductor en Isla Isabel (Capítulo 2)***

La reproducción de la lagartija rayada en Isla Isabel sigue un ciclo estacional de primavera-verano relacionado con el fotoperiodo. Los machos y las hembras tienen gónadas activas de manera simultánea durante la temporada reproductora, la cual abarca tanto la temporada de secas como la de lluvias. Las hembras ponen de 1 a 5 huevos y existe una relación positiva entre la longitud hocico-cloaca de éstas y el tamaño de la puesta. Por lo menos un tercio de las hembras adultas producen varias puestas por temporada, con intervalos de 2 a 4 semanas entre puestas. Existe un considerable grado de asincronía entre los ciclos ováricos de las hembras y, de las hembras colectadas al azar en un periodo dado de dos días, cuando mucho el 14% están simultáneamente en la fase ovulatoria (*Capítulo 2 y Apéndice 2*). Por su parte, los machos empiezan a producir espermatozoides en febrero y, siguiendo el patrón de otros saurios, presumiblemente lo hacen de manera continua hasta la regresión testicular, en agosto-septiembre. La asincronía en los ciclos ováricos de las hembras de Isla Isabel y la continua producción de espermatozoides por los machos indican que la proporción operativa de sexos está sesgada hacia estos últimos (*Apéndice 2*). En combinación con la alta densidad de lagartijas en Isla Isabel (mis datos preliminares indican que en ciertas zonas de la isla hay un mínimo de 1311 individuos por hectárea), lo anterior sugiere que la intensidad de selección intrasexual para los machos es alta.

### ***Sistema de apareamiento social y acompañamiento (Capítulos 2, 3 y 4)***

Durante la temporada reproductora, los machos adultos de por lo menos 87.8 mm de longitud hocico-cloaca se aproximan y cortejan a hembras próximas a ovular (*Capítulo 3*) de manera similar a otros teídos. Tras copular por primera vez con la hembra, los machos

inician una fase de acompañamiento post-copulatorio, durante la cual siguen a la hembra, la cortejan y copulan repetidamente con ella hasta por 5 días (*Capítulos 3 y 4*). La gran mayoría de las cópulas entre las hembras y sus machos acompañantes se producen durante el acompañamiento y el resto ocurre cuando mucho el día anterior o posterior a éste (es decir, el acompañamiento coincide con la receptividad de las hembras; *Capítulo 4*). Los machos suspenden el acompañamiento en cuanto se produce la fertilización (*Capítulo 3*), de manera que las hembras pasan solas el periodo de gravidez (*Capítulos 2 y 4*). Por otra parte, los machos pueden acompañar más de una vez a la misma hembra o a varias hembras en una misma temporada reproductora (Ancona-Martínez, 2005). Durante el acompañamiento, los machos son agresivos hacia otros machos que se acercan a su pareja (*Capítulo 3*). Esta agresión reduce las tasas de intentos de cópula oportunista de otros machos, el porcentaje de estos intentos que resulta en cópulas con sus hembras y elimina por completo la ocurrencia de cópulas extra-pareja con el consentimiento de las hembras (*Capítulos 3 y 4*). Las circunstancias en las que se produce el acompañamiento en la población de *A. costata* de Isla Isabel, sugieren que esta población tiene un sistema de apareamiento poligínico en el que los machos acompañan y defienden sucesivamente a hembras receptivas y fértiles, como se ha predicho para las lagartijas no territoriales con estrategias de forrajeo activo (Stamps, 1977, 1983; Censky, 1995b). Los patrones observados en *A. costata* son muy semejantes a los descritos en otras lagartijas con sistemas de apareamiento poligínicos por defensa sucesiva de hembras (Cuadrado, 2000; Olsson y Shine, 1998), incluyendo dos teiidos (Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995b).

La coincidencia del acompañamiento y el periodo fértil de las hembras indica que los machos son capaces de identificar esa etapa del ciclo reproductor femenino. Dado que la coloración de las hembras no parece cambiar a lo largo de su ciclo reproductor (al menos la visible al ojo humano; observaciones personales), lo más probable es que los machos detecten el periodo fértil femenino a través de señales conductuales y químicas emitidas por las hembras. Entre el primer tipo de señales estaría la reducción en la frecuencia y velocidad con que las hembras se alejan de los machos y la aquiescencia de éstas a la monta. A lo largo de todo este estudio no observé ninguna otra señal conductual o visual de las hembras que antecediera a la primera cópula. El segundo tipo de señales parece consistir en feromonas femeninas que son posiblemente liberadas por la piel ventral

y la cloaca de la hembra y depositadas en el sustrato conforme ésta camina. Durante el acompañamiento, los machos acompañantes lengüeteaban repetidamente el sustrato a lo largo de la ruta seguida por la hembra acompañada (observaciones personales). Se ha demostrado que en otras especies de saurios con forrajeo activo y acompañamiento masculino, los machos usan el mismo patrón conductual, empleando el vómero-olfato para recoger señales químicas de la hembra receptiva que acompañan, discriminarla respecto a otras hembras y mantenerse cerca de ella (Olsson y Shine, 1998). El hecho de que los machos oportunistas no parezcan concentrarse preferentemente en hembras cercanas a la ovulación (*Capítulo 3*; véase el siguiente párrafo), sugiere que, si efectivamente existen, las señales de la receptividad y fertilidad de las hembras sólo pueden ser captadas y evaluadas por los machos mediante interacciones relativamente prolongadas y a corta distancia de la hembra. Queda también por establecer qué señales usan los machos acompañantes para determinar que la fertilización se ha producido y que, en consecuencia, deben suspender el acompañamiento.

## **II. Funciones del acompañamiento en la lagartija rayada**

Como parte del segundo objetivo de este estudio, cuantifiqué varios aspectos de la conducta de machos y hembras acompañantes, para compararlos con predicciones derivadas de las diversas hipótesis sobre la función del acompañamiento. Mucha de la información resumida en la sección anterior es consistente con la hipótesis del acompañamiento como custodia de pareja masculina, la cual analizaré en una sección posterior, incorporando la evidencia genética obtenida en el experimento descrito en el *Capítulo 4*. Sin embargo, también encontré evidencia de que el acompañamiento cumple con funciones distintas a la custodia de pareja, tanto para los machos como para las hembras.

### ***Funciones alternativas a la custodia de pareja***

#### ***Hipótesis funcionales sin apoyo***

En *A. costata*, el acompañamiento no resulta de la coincidencia pasiva de machos y hembras en determinadas áreas y no reduce el riesgo de depredación para los machos o las hembras (*Capítulo 3*). Además, dado que los machos de las lagartijas rayadas no proporcionan cuidado alguno a la prole, no hacen regalos nupciales a las hembras y las

hembras no siguen a los machos puede descartarse que el acompañamiento funcione como custodia de pareja femenina. Los machos de la lagartija rayada no depositan tapones copulatorios ni transfieren espermatozoides al tracto reproductor femenino, por lo que el acompañamiento no cumple con la función de crear la oportunidad de depositar tales estructuras. Los machos acompañantes no llevan a cabo cópulas de retaliación tras perder de vista a las hembras o después de que éstas llevan a cabo cópulas extra-pareja, descartando que el acompañamiento sirva para monitorear la ocurrencia de cópulas extra-pareja de las hembras y responder a éstas. Finalmente, es claro que los machos no acompañantes copulan con hembras que están siendo acompañadas o que lo fueron recientemente (*Capítulo 4*), por lo que el acompañamiento no es una señal que reduzca el atractivo de las hembras acompañadas para machos rivales.

#### *Beneficios para las hembras*

La evidencia a favor de que el acompañamiento resulta en beneficios para las hembras fue escasa y débil. Primero, el hostigamiento de los machos no resultó en lesiones evidentes para las hembras próximas a ovular, estuvieran o no acompañadas (*Capítulos 3 y 4*) y la evidencia de que el acompañamiento redujo el hostigamiento fue sólo parcial (*Capítulo 3*). Segundo: podría argumentarse que los machos acompañantes ahorran al menos una parte del costo energético que representaría para sus hembras el repeler solas los intentos de cópula de machos oportunistas (*Capítulos 3 y 4*). Sin embargo, este argumento se debilita al tomar en cuenta que las hembras enfrentarían el mayor costo energético por repeler el hostigamiento cuando están grávidas (recuérdese que las hembras son hostigadas incluso en esa fase reproductora; *Capítulo 3*), pero los machos suspenden el acompañamiento justo tras la fertilización. Tercero: la evidencia del *Capítulo 4* sugiere que las hembras de *A. costata* controlan las fertilizaciones. En consecuencia, la idea de que el acompañamiento reduce la probabilidad de fertilizaciones subóptimas para las hembras de *A. costata* resulta débil. Cuarto: aunque obtuve alguna evidencia de que el acompañamiento permite a las hembras reducir el tiempo que pasan en vigilancia para dedicarlo al forrajeo, ésta no fue estadísticamente significativa (*Capítulo 3*).

Finalmente, en *A. costata* no se cumple la predicción de que si las hembras obtienen beneficios del acompañamiento, éstas deberían mantener activa o pasivamente la cercanía

al macho acompañante (Gowaty y Plissner, 1987). De hecho, las hembras casi nunca siguen a los machos acompañantes (*Capítulo 3*) y, cuando estos fueron enjaulados, las hembras no se mantuvieron cerca de la jaula, sino que siguieron desplazándose por su cuenta (*Capítulo 4*), tal y como se observa en el campo cuando un macho pierde el rastro de una hembra durante el acompañamiento (observaciones personales).

#### *Hostigamiento masculino y cópulas oportunistas: efectos en la adecuación femenina*

En el curso de este estudio, observé algunos casos en los que los machos hostigadores obtenían una cópula oportunista con la hembra perseguida. En todos estos casos, la cópula ocurrió una vez que la hembra dejó de forcejear, tras lo cual el macho pudo montarla y adoptar la posición de cópula. Para efectuar la monta y para pasar de ésta a la cópula, los machos deben suspender su agarre de la hembra, pero es interesante que en ninguno de estos pasos las hembras emprendieran la huida. Existen dos posibles explicaciones para esta aparente claudicación de las hembras: (1) las hembras usan la huida y el forcejeo como una forma de evaluar el vigor de los machos oportunistas y obtener beneficios indirectos (un escenario de selección intersexual), o (2) al hostigar a las hembras, los machos oportunistas les imponen tal costo energético que ellas aceptan la cópula para no incrementarlo (un escenario de conflicto sexual). Cópulas oportunistas como las observadas en *A. costata* son comunes en otros teíidos (e.g. Carpenter, 1962; Carpenter y Ferguson, 1977; Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995) y sus implicaciones para la adecuación de las hembras deberían ser exploradas.

#### *Evaluación femenina de parejas*

En sentido estricto, el acompañamiento de hembras en la lagartija rayada inicia de unas cuantas horas a varios minutos antes de que se produzca la primera cópula, tiempo durante el cual el macho corteja a la hembra y hace varios intentos de monta. En consecuencia, es posible que las hembras empleen el acompañamiento como una oportunidad para evaluar a los machos antes de otorgarles las primeras cópulas. Durante esta fase inicial del acompañamiento y en las posteriores a la cópula, las hembras podrían evaluar, entre otros factores, el tamaño de los machos, la coloración de su región gular, su capacidad para

mantenerse cerca de la hembra (como posible indicador de su vigor) y su capacidad para vencer a otros machos, conservando su estatus como acompañantes.

Todos los machos encontrados en acompañamiento en el campo tuvieron longitudes hocico-cloaca superiores a los 87 mm, muy por arriba de la talla mínima a la madurez sexual masculina en Isla Isabel (*Capítulos 2 y 3*). Este dato ha sido confirmado en al menos otros dos estudios realizados en temporadas reproductoras posteriores (Ancona-Martínez, 2005; Salazar-González, datos no publicados). Así, en Isla Isabel los machos acompañantes están en el decil más alto de longitud hocico-cloaca de la población (mis datos no publicados). Este patrón podría indicar que solamente los machos más grandes son lo suficientemente dominantes como para excluir a otros machos y acompañar a las hembras receptivas. Por otro lado, se ha sugerido que en los saurios, el tamaño corporal de los machos podría ser un buen indicador de su supervivencia, tasa de crecimiento, habilidad para el forrajeo, su capacidad para enfrentar la pérdida de peso derivada de la actividad reproductora y su grado de dominancia (véase las revisiones de Tokarz, 1995 y Olsson y Madsen, 1998). De este modo, las hembras podrían preferir aparearse con machos grandes con el fin de adquirir buenos genes para su progenie (Tokarz, 1995). La evidencia a favor de una preferencia femenina por machos grandes en saurios es escasa (Olsson y Madsen, 1995, 1998), pero las dos especies en las que se ha documentado son no-territoriales, sus sistemas de apareamiento son poligínicos por defensa sucesiva de hembras y en ambas los machos acompañantes están entre los más grandes de sus poblaciones (Cooper y Vitt, 1993; Censky, 1997). Una de estas especies es un teiido insular cuyo sistema de apareamiento se parece notablemente al de la lagartija rayada (*Ameiva plei*; Censky, 1995b, 1997).

Todos los acompañamientos observados en cautiverio y en el campo (*Capítulo 4*, observaciones personales) inician con la aproximación lenta del macho, el cual exhibe a intervalos la coloración de su región gular mientras se aproxima o camina alrededor de la hembra. Existe variación considerable en la coloración de esta región, la cual va del rosa muy tenue en machos pequeños (presumiblemente jóvenes), al rojo ladrillo de los machos más grandes (y, posiblemente, más viejos) de la población (observaciones personales). Se desconoce la base fisiológica de la variación en coloración gular, pero dado que dicha coloración no parece modificarse en lapsos cortos ni en respuesta a cambios en la temperatura, es posible que se deba a pigmentos depositados en la piel. Es probable que la

intensidad de la coloración gular se relacione con la condición de los machos, dado que también la exhiben como parte de un despliegue agresivo complejo (que involucra la exhibición simultánea de la coloración abdominal azul, también variable) hacia otros machos de tamaño similar, en el contexto de interacciones agonísticas escaladas (véase *Capítulo 3*; observaciones personales). Los machos acompañantes siguen cortejando a las hembras (incluyendo despliegues gulares) como preludeo a las cópulas subsecuentes que sostienen durante el acompañamiento (*Capítulos 3 y 4*). Esto es consistente con la idea de que el acompañamiento prolonga la oportunidad de las hembras para evaluar a los machos, pudiendo ratificar su elección inicial al otorgarles nuevas cópulas. El cortejo y la estimulación asociada a las cópulas que se producen durante el acompañamiento podrían también funcionar como cortejo post-copulatorio (véase el *Capítulo 3*), aunque esta posible función aún debe ser investigada.

Por otra parte, se sabe que el acompañamiento implica costos energéticos para los machos de la lagartija rayada: cuando acompañan a una hembra, los machos reducen su tasa de ingesta de presas y consumen presas más pequeñas, al tiempo que incrementan la tasa a la que dirigen conductas agresivas a otros machos y participan en más interacciones agonísticas altamente escaladas que cuando están solos (Ancona-Martínez, 2005). Si a esto sumamos que los machos mantienen el acompañamiento siguiendo continuamente a la hembra (*Capítulo 3*), es razonable pensar que el acompañamiento es en sí mismo una señal honesta del vigor del macho y de su capacidad de amasar las reservas necesarias para pagar el gasto energético que representa. En la medida en que estos rasgos tengan un componente heredable, las hembras podrían usar el acompañamiento como un indicador de la calidad de los posibles padres de sus hijos. De ser así, sería de esperar que si un macho acompañante fuera incapaz de seguir el paso a la hembra, ésta aceptara ser acompañada por otros machos y copulara consensualmente con ellos, rectificando así su elección inicial. Esta situación fue recreada al enjaular a los machos acompañantes como se describe en el *Capítulo 4*. Tal y como se esperaba, tras enjaular al acompañante original, 30% de las hembras fueron acompañadas por un nuevo macho y 90% de ellas copularon consensualmente con otro macho.

Las hembras podrían evaluar el estatus de dominancia de los machos que las acompañan a través de su capacidad de vencer a machos retadores y mantenerse como

acompañantes (evaluación femenina indirecta; Cox y LeBoeuf, 1977). Esta idea se ve apoyada por varias líneas de evidencia (*Capítulo 3*): los machos acompañantes siguen a las hembras por donde éstas se desplazan; atacan predominantemente a otros machos y reanudan el acompañamiento tras ahuyentarlos; están entre los más grandes de la población; ganan prácticamente todos los encuentros con otros machos; y nunca observé que fueran desplazados por un macho retador. En consecuencia, las hembras acompañadas copulan repetida y consistentemente con el macho más dominante posible, tal y como lo predice la hipótesis de evaluación indirecta (*Capítulo 3*).

#### *Acceso a cópulas y seguro de fertilización*

Un aspecto interesante del acompañamiento en la lagartija rayada es que los machos acompañantes no intentan obtener cópulas con la hembra acompañada de manera continua, sino que éstas ocurren a intervalos relativamente largos. Además, aunque los machos alternan sus hemipenes entre cópulas sucesivas, nunca efectúan dos cópulas seguidas y es común que las hembras no accedan a copular con el acompañante sino hasta que éste las ha cortejado y ha hecho varios intentos de monta. Más aún, los miembros de una pareja en acompañamiento pasan largos periodos cerca o en contacto sin que medie conducta sexual alguna. Todos estos factores sugieren que hay momentos en los que tanto los machos como las hembras receptivas son más proclives a copular y que el acompañamiento permite que los miembros de la pareja estén cerca uno del otro cuando se producen estas ocasiones (hipótesis de acceso a cópulas; Gowaty y Plissner, 1987). De hecho, dado que en la lagartija rayada el acompañamiento coincide con la receptividad de las hembras, por definición cumple con la función de brindarles acceso a cópulas a los machos acompañantes.

En el curso del acompañamiento, las hembras de la lagartija rayada copulan más de una vez con el macho acompañante (*Capítulos 3 y 4*), pero es poco probable que la función de esas cópulas (y, ulteriormente la del acompañamiento) sea simplemente garantizar la fertilización. Apoyan esta idea el hecho de que en la lagartija rayada un sólo eyaculado contiene suficientes espermatozoides para fertilizar toda una puesta (Mendoza-Varela, 2006) y el que las hembras pueden copular consensualmente con machos sin que éstos las acompañen (*Capítulo 4*). Además, dado el sesgo en la proporción operativa de sexos en la población de Isla Isabel (véase el *Apéndice 2*), es poco probable que las hembras tengan



dificultades para encontrar parejas sexuales, por lo que su riesgo de no disponer de espermatozoides suficientes para fertilizar los óvulos es bajo.

### *Elección masculina de pareja*

Como hemos visto, el acompañamiento de hembras en la lagartija rayada empieza un poco antes de la primera cópula, en el lapso en que los machos cortejan asiduamente a las hembras y hasta que éstas consienten en sostener la primera cópula. Más aún, en el curso del experimento descrito en el *Capítulo 4*, observé que, días antes del inicio del acompañamiento, los futuros machos acompañantes hacían cortos despliegues de cortejo al encontrarse con la hembra (generalmente inflando la región gular por un par de segundos), a los que ella respondía alejándose rápidamente. Conforme se acercaba la receptividad, las hembras se alejaban menos y más lentamente del macho cortejante, lo que después reconocí como un patrón indicador de que la primera cópula con consentimiento y el inicio del acompañamiento estaban cerca. Es claro, pues, que al menos en su etapa inicial, el acompañamiento le permite a los machos evaluar si las hembras son receptivas, a través de su respuesta al cortejo. Esto refuerza la idea de que los machos acompañan a las hembras para acceder a cópulas cuando éstas son más probables. Por otra parte, las anteriores observaciones son consistentes con la hipótesis de “preparación” o inducción a la receptividad de las hembras por parte de los machos (Olsson y Madsen, 1996; Bull, 2000).

Los machos acompañantes también podrían emplear las etapas iniciales del acompañamiento para evaluar a las hembras y elegir a las más fecundas. En apoyo de esta idea, encontré que, como en otros reptiles (incluyendo varios teiidos; e.g. Fitch, 1985; Anderson y Karasov, 1988; Anderson y Vitt, 1990; Vitt y Breitenbach, 1993 y sus referencias; Censky 1995a,b), en la lagartija rayada existe una correlación positiva entre la longitud hocico-cloaca de las hembras y el tamaño de sus puestas (*Capítulo 2*). Se ha comprobado que los machos prefieren a las hembras grandes en varias especies de lagartijas (Fitzgerald, 1982, citado en Olsson y Madsen, 1998; Olsson, 1993; Cooper y Vitt, 1997) y este podría ser el caso en la lagartija rayada, como lo indica el hecho de que, en tres estudios distintos, todas las hembras libres halladas en acompañamiento en Isla Isabel hayan estado entre las más grandes de la población, con longitudes hocico-cloaca superiores a los 80 mm (*Capítulo 3*; Ancona-Martínez, 2005; Salazar-González, datos no

publicados). En consecuencia, en la lagartija rayada existe un patrón de apareamientos ordenados por tamaño como el observado en la lagartija arenera, *Lacerta agilis* (Olsson, 1993). Se ha sugerido que este patrón podría deberse a que solamente los machos más grandes son capaces de ejercer su preferencia por hembras grandes y defenderlas (Olsson, 1993).

### *Carga de esperma*

Esta hipótesis funcional establece que los machos acompañan a las hembras receptivas con el fin de inseminarlas frecuentemente, de manera que sus espermatozoides superen en número a los de machos rivales que pudieran copular con ellas (Alcock, 1994). En la lagartija rayada se cumplen todas las predicciones conductuales derivadas de esta hipótesis: el acompañamiento coincide con la receptividad de las hembras y la ovulación; las hembras pueden sostener cópulas (con consentimiento u oportunistas) con otros machos (es decir, se mantienen receptivas tras la primera inseminación); los acompañantes copulan repetidamente con la hembra; y estos obtienen más cópulas que los machos rivales (*Capítulos 3 y 4*). Además, el hecho de copular repetidamente permite a los acompañantes alternar sus hemipenes entre cópulas sucesivas, maximizando la transferencia de espermatozoides (Tokarz y Slowinski, 1990). Más aún, el enjaular a los machos acompañantes durante el acompañamiento redujo su frecuencia total de cópulas y dio lugar a un aumento en las cópulas de machos rivales (*Capítulo 4*).

Sorprendentemente, a pesar de toda la evidencia conductual a favor de la hipótesis de carga de esperma, la evidencia genética presentada en el *Capítulo 4* la contradice. La hipótesis predice que, como resultado de su menor transferencia de espermatozoides en relación con machos rivales, los machos acompañantes experimentales deberían engendrar una menor proporción de nidada que los controles. Sin embargo, no hubo una diferencia significativa en la proporción de paternidad engendrada por los dos grupos de acompañantes. Esto indica que, en la lagartija rayada, la proporción de nidada engendrada por los machos no es una función directa de su frecuencia de cópula (ni, presumiblemente, de la cantidad de espermatozoides inseminados) en relación a la de machos rivales, lo que podría deberse a diferencias en la capacidad competitiva de los eyaculados o a que las hembras controlan las fecundaciones (véase la siguiente sección).

### **III. El acompañamiento como custodia de pareja y el sistema de apareamiento genético de la lagartija rayada**

#### ***Custodia pre-copulatoria de pareja***

Durante la etapa de cortejo intenso que precede a la primera cópula, los machos acompañantes también repelen a otros machos. Como resultado de esto, los machos acompañantes suelen ser los primeros en sostener una cópula con el consentimiento de la hembra (*Capítulo 4*). Además, dado que en el género *Aspidoscelis* no hay almacenaje de esperma entre ciclos ováricos sucesivos (Cuellar, 1966, 1968; Newton y Trauth, 1992), las hembras son “vírgenes” en cada nuevo evento reproductor (este parece ser el caso en *A. costata*, pues en ninguna de las puestas analizadas hubo crías engendradas por machos ajenos al experimento). De este modo, la primera fase de cortejo en un acompañamiento parece servir como custodia pre-copulatoria de pareja masculina, con el fin de monopolizar la primera cópula. Este patrón semeja el de algunos insectos, en los que los machos localizan hembras que están a punto de emerger de su último estadio larvario y las protegen de otros machos hasta que están listas para copular (Alcock, 1994; Simmons y Siva-Jothy, 1998).

#### ***Custodia post-copulatoria de pareja***

Todas las descripciones del acompañamiento en saurios suponen que su función es la custodia post-copulatoria de pareja (Olsson y Madsen, 1998 y sus referencias; Olsson y Shine, 1998; Marco y Pérez-Mellado, 1999; Cuadrado, 2001; How y Bull, 2002) con base en la comprobación de las predicciones conductuales de la hipótesis. Sin embargo, la predicción clave de la hipótesis de custodia post-copulatoria de pareja es que el acompañamiento incrementa el éxito de fertilización de los machos (*Capítulo 4*). En otras palabras, la custodia post-copulatoria de pareja masculina debe ser una custodia de paternidad. Es notable que aunque hay mucha evidencia conductual a favor de la hipótesis de custodia de pareja en muchos taxa de vertebrados, la predicción de custodia de paternidad sólo haya sido puesta a prueba de manera explícita en algunas aves: cuatro de los seis estudios disponibles respaldan la predicción y dos no (véase el *Capítulo 4*). Así,

aunque el acompañamiento en reptiles es llamado consistentemente “custodia de pareja” (para ejemplos véase la revisión de Olsson y Madsen, 1998; Marco y Pérez-Mellado, 1999; Cuadrado, 2001; How y Bull, 2002; Morrison et al. 2002), no existe un solo estudio que pruebe que los machos incrementan su éxito de fertilización al acompañar o que pierden fertilizaciones si se les impide acompañar (véase el *Capítulo 4*).

En la lagartija rayada se cumplen varias de las condiciones que promoverían la evolución del acompañamiento como custodia post-copulatoria de pareja (Yamamura, 1986, 1987; Ims, 1988, 1990, Alcock, 1994): (1) la asincronía reproductora en las hembras y la producción continua de espermatozoides por los machos (*Capítulo 2*) hacen que la proporción operativa de sexos de la población esté sesgada hacia estos últimos y que compitan fuertemente por las hembras receptivas (*Apéndice 2*); (2) la probabilidad de encontrar más de una hembra receptiva en un periodo equivalente a la duración promedio del acompañamiento parece ser baja (es decir, el costo por perder otras parejas al acompañar a una es bajo; *Apéndice 2*); (3) la gran movilidad de machos y hembras y la alta densidad de la población de Isla Isabel sugieren que la tasa de encuentros entre los sexos es alta; (4) los machos detectan eficazmente la receptividad de las hembras a través de las primeras etapas de cortejo; (5) las hembras se mantienen receptivas después de la primera cópula; (6) la capacidad de los machos acompañantes para repeler a machos rivales es alta y (7) el lapso entre el inicio de la receptividad y la fertilización es corto. Por otra parte, se cumplen las predicciones conductuales de la hipótesis: los machos siguen a las hembras y no viceversa; los machos atacan a otros machos, no a hembras; el acompañamiento coincide con la receptividad de las hembras y la ovulación y los machos impiden las cópulas extra-pareja (*Capítulo 3*). Además, cuando se impide el acompañamiento en su segundo día, se incrementan significativamente las frecuencias de cópulas extra-pareja oportunistas y ocurren cópulas extra-pareja con consentimiento (que no se observan en condiciones naturales; *Capítulo 4*).

### ***El sistema de apareamiento genético de la lagartija rayada y explicaciones para el patrón de paternidad observado***

El tercer objetivo de mi estudio fue poner a prueba experimentalmente las predicciones conductuales y genéticas derivadas de la hipótesis de que el acompañamiento funciona

como custodia post-copulatoria de pareja , bajo el supuesto de que dicha custodia es en sentido último una custodia de paternidad (*Capítulo 4*). Este es el primer estudio que comprueba la ocurrencia de paternidad múltiple en una especie del género *Aspidoscelis* y el segundo para la familia Teiidae, junto con el llevado a cabo por Lewis et al. (2000) con la lagartija insular caribeña *Ameiva exsul*. En consecuencia, tenemos evidencia de que, en la lagartija rayada, al sistema de apareamiento social de poliginia por defensa sucesiva de hembras está acoplado un sistema menos obvio de poliandria. Esto comprueba que en la especie existe un escenario en el que la custodia post-copulatoria de pareja sería ventajosa para los machos, ya sea para enfrentar la competencia espermática o para limitar la elección femenina críptica. Sin embargo, a pesar de lo anterior y de la gran cantidad de evidencia conductual a favor de la hipótesis de custodia de pareja, los machos acompañantes enjaulados no vieron afectado su éxito de fertilización en comparación con machos acompañantes libres (*Capítulo 4*). En otras palabras, la evidencia genética contradice la predicción de que la custodia de pareja es custodia de paternidad e incrementa el éxito de fertilización de los machos acompañantes.

Existen 4 posibles explicaciones para la aparente contradicción entre los resultados conductuales y genéticos del *Capítulo 4*: (1) las condiciones experimentales oscurecieron la disminución de paternidad predicha para los acompañantes experimentales; (2) hay asimetrías competitivas entre los machos acompañantes y los rivales que influyen en sus éxitos de fertilización; (3) el éxito de fertilización de los machos depende del ajuste temporal entre cópula y ovulación, más que de la frecuencia relativa de cópulas y (4) las hembras ajustan el éxito de fertilización de los machos de acuerdo con sus intereses, sin importar las frecuencias relativas de cópula de los machos. Discutiré cada una de estas posibles explicaciones en los siguientes párrafos.

Una densidad de machos demasiado alta en los encierros podría hacer que los acompañantes control enfrentaran tasas inusualmente altas de cópulas extra-pareja y perdieran paternidad hasta el punto de oscurecer la esperada pérdida de éxito de fertilización de los acompañantes experimentales. Sin embargo, este no fue el caso: de hecho, las hembras de los acompañantes control enfrentaron tasas de cópulas oportunistas extra-pareja mucho menores a las observadas en hembras acompañadas en el campo (en promedio, 0.15 cópulas oportunistas *por día* frente a 0.49 cópulas oportunistas *por hora*,

respectivamente; *Capítulos 3 y 4*). Más aún, al igual que las hembras acompañadas en el campo, las de acompañantes controles nunca fueron observadas sosteniendo cópulas extra-pareja con consentimiento. De este modo, la diferencia en éxito de fertilización entre acompañantes control y experimentales debería haberse acentuado, no oscurecido.

Podría argumentarse que los machos acompañantes tienen eyaculados o cortejos superiores a los de los machos rivales, lo que les permitiría ganar la competencia espermática incluso enfrentando una desventaja en la frecuencia relativa de cópula. Sin embargo, si este fuera el caso, resulta paradójico que algunos acompañantes control perdieran de un 25 hasta un 100% de la paternidad (29.2%, en promedio) aún cortejando y copulando mucho más (es decir, proporcionando más estimulación o transfiriendo mayores cantidades de sus eyaculados superiores) que los machos rivales (véase los Cuadros 1 y 2 y la Figura 1 del *Capítulo 4*). El mismo argumento se aplica a la idea de que los machos rivales o sus eyaculados tienen características que les permiten hacerse con una parte de la paternidad, a pesar de enfrentar una desventaja copulatoria respecto a los acompañantes. De ser así, se hubiera esperado que, como resultado de encerrar a los acompañantes, la proporción de paternidad obtenida por los machos rivales se elevara junto con su éxito de cópula e inseminación. En conclusión, las asimetrías en la habilidad competitiva de los machos no explican satisfactoriamente la falta de diferencia en el éxito reproductor de acompañantes control y experimentales.

Como hemos visto, el éxito de fertilización de los machos no parece depender de sus frecuencias de cópula relativas a las de sus oponentes y hay gran variación en las proporciones de paternidad de los machos al interior de los tratamientos. Por otra parte, la inspección del Cuadro 1 y la Figura 1 del *Capítulo 4*, no revela una relación entre los patrones temporales de cópulas de los machos y su éxito de fertilización. Esto último sugiere que la ovulación puede ocurrir en distintos momentos dentro del periodo de receptividad de las hembras y que lo que determina el éxito de fertilización de los machos es el grado de coincidencia temporal entre sus cópulas y la ovulación. El hecho de que en algunos ensayos una sola cópula bastó para que un macho rival obtuviera la mayor parte o la totalidad de la paternidad de una puesta parece respaldar esta explicación. Sin embargo, es también un hecho que el acompañamiento permite a los machos copular de manera repetida y constante a lo largo del periodo de actividad de las hembras (*Capítulo 4*) y esto

seguramente aumentaría su probabilidad de “atinar” al momento de la ovulación. Esta explicación deriva necesariamente en dos predicciones: (1) los machos acompañantes deberían tener mayor éxito de fertilización que los machos rivales, que sólo copulan de manera esporádica y (2) los acompañantes experimentales deberían tener un menor éxito de fertilización que los controles, en razón de que copularon menos y sólo durante la primera parte de la ventana de receptividad. El patrón de paternidad observado en el experimento es consistente con la primera predicción, pero no con la segunda y esto debilita el valor de una explicación basada en la coincidencia temporal entre inseminación y ovulación.

Existe una última explicación que permite conciliar la evidencia conductual y genética del *Capítulo 4*: las hembras podrían influir en el éxito de fertilización de los machos de acuerdo con sus propios intereses y sin importar las frecuencias relativas de cópula de estos. Las hembras podrían controlar el patrón de paternidad simplemente regulando el acceso de los eyaculados al sitio de fertilización, pero también podrían ajustar el momento de la ovulación en relación con las cópulas de los distintos machos, afectando la representación relativa de sus espermatozoides en el sitio de fertilización. Además, las hembras podrían permanecer en sus madrigueras, para evitar cópulas no deseadas y proteger la mezcla de espermatozoides presentes en su tracto reproductor, hasta que se produce la fertilización (*Capítulo 4*). Esta capacidad de las hembras de controlar las fertilizaciones podría dar lugar a la similitud de resultados genéticos entre tratamientos, incluso a pesar de las diferencias en los patrones de cópulas resultantes de la manipulación experimental. Dado que las hembras no reciben recursos directamente de los machos, la paternidad múltiple podría proporcionarles beneficios genéticos por la vía de la “repartición de apuestas genéticas” entre varios machos (*genetic bet-hedging*; Yasui, 1998, 2001), la reducción de los costos en viabilidad de la progenie por reproducirse con machos emparentados o genéticamente incompatibles y un aumento en la supervivencia promedio de la progenie (*Capítulo 4*).

Los machos adultos de la lagartija rayada parecen experimentar una transición ontogenética de un fenotipo reproductor predominantemente “hostigador” (= oportunista) a uno predominantemente de “cortejo y acompañamiento” (= acompañante) cuando llegan a los 90 mm de longitud hocico-cloaca e ingresan al decil más alto de tamaño corporal de la

población (Mendoza-Varela, 2006). Aunque la relación entre edad y tamaño corporal es más laxa en organismos con crecimiento indeterminado (como todos los reptiles), es de esperar que, en general, los sujetos más jóvenes sean más pequeños que los más viejos. Si los machos que son buenos oportunistas cuando son jóvenes y pequeños también son buenos acompañantes si sobreviven hasta alcanzar la edad/talla apropiadas, las hembras podrían obtener beneficios genéticos para sus hijos machos al repartir la paternidad entre los machos hostigadores que lograron aparearse oportunistamente con ellas y el macho que las acompañó en un evento reproductor dado. En ambos casos, las hembras obtendrían padres de alta calidad para sus crías, aunque dicha calidad fuera indicada de manera diferente (siendo buen oportunista o buen acompañante) dependiendo de la edad/tamaño de cada macho.

### ***El acompañamiento como adaptación al control femenino de las fertilizaciones***

¿Cómo podría evolucionar el acompañamiento efectuado por los machos en un mundo en el que las hembras tuvieran el control último de las fertilizaciones y se beneficiaran de repartir sus apuestas genéticas? Propongo que, en un escenario de control femenino, el acompañamiento cumple varias funciones simultáneas para los machos, que cobran mayor o menor relevancia dependiendo de las circunstancias que se producen durante la ventana de receptividad de la hembra: (1) evitar todas las cópulas extrapareja que sea posible, para limitar la disponibilidad de eyaculados de machos diversos para la hembra *cuando esta activa el mecanismo de repartición de paternidad*; (2) inseminar repetidamente a la hembra, para garantizar una alta presencia de espermatozoides viables en el sitio de fertilización cuando ella activa el mecanismo de repartición de paternidad y (3) si la hembra llegara a sostener cópulas extra-pareja, poseer un estatus social (el de macho acompañante) que la convence de otorgarle algunas fertilizaciones. Me referiré a esta nueva hipótesis funcional para el acompañamiento como la “hipótesis de restricción/convencimiento de hembras”. Esta propuesta supone que las hembras enfrentan altos costos en adecuación por iniciar un ciclo vitelogénico y suspenderlo en etapas avanzadas. Si esto es cierto, las hembras harían lo posible por recolectar eyaculados de machos diversos dentro de una ventana de tiempo dada, pero estarían restringidas a fertilizar sus huevos con los espermatozoides que hayan logrado coleccionar al final de dicha ventana.



La hipótesis de restricción/convencimiento ofrece una nueva forma de interpretar la evidencia empírica que hasta ahora sólo se apreciaba como respaldo de las hipótesis de custodia post-copulatoria de pareja y de carga de esperma. Por ejemplo, los resultados conductuales de los *Capítulos 3 y 4* y los análisis de paternidad del *Capítulo 4* mostraron que los machos acompañantes reducen la ocurrencia de cópulas extra-pareja y que obtienen la paternidad completa de las puestas si la hembra no sostiene ninguna cópula extra-pareja. Este patrón puede sugerir que, al menos en algunas ocasiones, los machos acompañantes logran proteger efectivamente su paternidad en un escenario de competencia espermática. Sin embargo, la hipótesis de restricción/convencimiento predice el mismo patrón cuando las hembras no almacenan esperma (como en diversas especies del género *Aspidoscelis*; *Capítulo 4*): las hembras que no han podido coleccionar semen de varios machos al momento de ovular simplemente no pueden elegir entre eyaculados y repartir la paternidad y se ven obligadas a otorgársela toda al macho acompañante (o bien, así lo deciden, en tanto que impedir toda posibilidad de cópulas extra-pareja para la hembra podría demostrar la alta calidad y vigor heredables del macho acompañante).

En otro ejemplo, el patrón de cópulas repetidas y de alternación de los hemipenes por parte de los machos acompañantes (*Capítulos 3 y 4*) apoya la hipótesis de carga de esperma como una forma de hacer frente a la competencia espermática, pero también es consistente con la segunda función considerada en la hipótesis de restricción/convencimiento: copulando frecuentemente, los machos acompañantes aseguran una alta disponibilidad de espermatozoides viables en el sitio de fertilización cuando la hembra tiene que ovular y emplea los espermatozoides de que dispone para fertilizar sus óvulos.

Por último, existe alguna evidencia de que, cuando las hembras han sostenido cópulas extra-pareja, el estatus de acompañante podría permitirle a los machos convencerlas de fertilizar al menos parte de la puesta con sus espermatozoides. De los 9 machos acompañantes en el experimento del *Capítulo 4* (tanto experimentales como controles) cuyas hembras sostuvieron cópulas extra-pareja, 8 de ellos fertilizaron *de uno a todos* los huevos en la puesta (véase el Cuadro 2). Además, estos machos engendraron, en promedio, entre 56% (controles) y 61% (experimentales) de la puesta de su hembra acompañada. Esto implica que los machos acompañantes suelen participar

considerablemente en la paternidad de las puestas, aún si su hembra obtiene inseminaciones extra-pareja. En estudios previos con aves, la presencia de paternidad extra-pareja en las nidadas ha sido interpretada como una pérdida para el macho residente y se ha sugerido que los machos acompañan a hembras infieles para evitar pérdidas mayores en su paternidad, haciendo “lo mejor que pueden en un mal trabajo” dado el control femenino de las fertilizaciones (e.g. Lifjeld y Robertson, 1992; Kempenaers et al., 1995). Estas interpretaciones pueden ser correctas en especies en las que los machos proporcionan cuidados a la prole y son parasitados por los machos extra-pareja, pero probablemente no se aplican a especies en las que los machos no cuidan de la prole y dejan a las hembras tan pronto como éstas dejan de ser receptivas (como es el caso de los saurios con sistemas de poliginia por defensa de hembras sucesivas). Así, en este último tipo de animales el acompañamiento efectuado por los machos podría más bien cumplir la función de *adquirir una parte de la paternidad e incrementarla en lo posible*.

La hipótesis de “restricción/convencimiento” tiene también implicaciones al intentar explicar la transición de un fenotipo “oportunista” a uno “acompañante” en los machos adultos. Dado que los costos energéticos del acompañamiento son sustanciales, (Ancona-Martínez, 2005) es posible que sólo los machos más grandes puedan pagarlos (Olsson, 1993). Por otra parte, los machos de la lagartija rayada pueden acompañar a la misma hembra en varios eventos reproductores sucesivos y acompañar a varias hembras en la misma temporada (*Capítulo 2*; Ancona-Martínez, 2005; observaciones personales). Tomando en cuenta que la temporada reproductora es larga (8 meses; *Capítulo 2*), que continuamente hay hembras entrando en receptividad (*Capítulo 2*) y que los machos acompañantes engendran al menos algunas crías (y, en ocasiones, todas) en la puesta de cada hembra acompañada, unos cuantos eventos de acompañamiento podrían proporcionar una gran cantidad de descendientes. En comparación, la táctica “oportunista” parece ser mucho menos exitosa: los machos oportunistas suelen copular con hembras que no están en fase ovulatoria y sus intentos de cópula suelen fallar (*Capítulo 3*), lo que sugiere que un macho oportunista probablemente engendra menos crías que un mal macho acompañante. Lo anterior plantea la interrogante de qué favorece la persistencia de la táctica oportunista y por qué los machos maduran sexualmente a tallas tan pequeñas (*Capítulo 2*) en lugar de asignar todos sus recursos al crecimiento y llegar pronto a la talla que les permite

acompañar. No existen datos sobre las tasas de crecimiento y la mortalidad de machos en *A. costata*, pero en una especie congénérica con un sistema de apareamiento muy similar (*Aspidoscelis tigris*; Anderson y Vitt, 1990) los machos suelen tardar dos temporadas anuales en alcanzar sus tallas máximas y, aparentemente, los machos pequeños son oportunistas mientras que los más grandes acompañan hembras. La mortalidad en machos jóvenes es alta: aproximadamente 75% de los machos mueren entre su primer año y el siguiente (Anderson y Vitt, 1990). Si *A. costata* sigue el mismo patrón, es posible que los machos maduren tempranamente para obtener alguna adecuación por la vía “oportunista”, la cual se adicionaría a la obtenida por la vía “acompañante” si logran sobrevivir hasta alcanzar la talla necesaria. En apoyo de esta idea, encontré que la táctica oportunista puede ser muy incierta en cuanto a obtener cópulas con hembras ovulantes (*Capítulo 3*), pero puede ser muy redituable en adecuación si se ha conseguido copular con un hembra cercana a la ovulación: el experimento del *Capítulo 4* demostró que los machos extra-pareja que sólo sostuvieron cópulas oportunistas (2 controles y 2 experimentales; véase el Cuadro 2) engendraron de un 25% hasta un 100% de la puesta (promedio = 60.4%).

#### **IV. Trabajos futuros**

Es preciso ampliar algunos de los resultados de este estudio, a fin de descartar o aceptar definitivamente ciertas hipótesis funcionales para el acompañamiento en la lagartija rayada.

##### ***Beneficios directos para las hembras***

Los eventos de depredación de lagartijas rayadas en Isla Isabel podrían ser muy raros y esto explicaría el no haber detectado diferencias en el riesgo que enfrentan las hembras acompañadas y no acompañadas. Para resolver esto, podrían emplearse dos experimentos complementarios: 1) distribuir modelos de lagartijas macho y hembra (recubiertos con plastilina y pintados de manera realista) solos o en parejas por diversos hábitats de la isla y comparar la incidencia de ataques por aves (garrapateros pijuy, en Isla Isabel) sobre los mismos (Olsson, 1992; Stuart-Fox et al., 2003) y 2) presentar un modelo de ave a parejas en acompañamiento cautivas para determinar si los machos detectan y responden primero a los depredadores y si las hembras huyen antes que los machos. En el caso de la hipótesis de reducción de hostigamiento, queda por establecer si los intentos de

cópula de machos oportunistas implican costos energéticos para las hembras y la magnitud de éstos. Esto podría lograrse manipulando experimentalmente la densidad de machos de talla inferior a la de los acompañantes (y así, la cantidad de hostigamiento que reciben las hembras) y midiendo su efecto en el peso de las hembras. Por último, en relación con un posible incremento en la oportunidad de forrajear para las hembras es necesario documentar experimentalmente que, dada la misma disponibilidad de presas, las hembras receptivas tienen mayores tasas de ingesta cuando son acompañadas que cuando no lo son.

### ***Cortejo post-copulatorio***

Es posible que los elementos del acompañamiento que no están directamente asociados a las cópulas –por ejemplo, las señales visuales o químicas que las hembras reciben como resultado de la cercanía del macho acompañante– influyan positivamente en su éxito de fertilización relativo al de machos extra-pareja (es decir, que dichas señales constituyan un tipo de cortejo post-copulatorio). Para evaluar esto sería útil comparar los patrones de paternidad múltiple en puestas de hembras poliándricas sujetas a dos procedimientos (manteniendo los mismos números de machos por hembra y de cópulas por macho): 1) retirar a los machos una vez finalizada cada cópula (hembras aisladas) y 2) permitir a uno de los machos mantenerse cerca de la hembra entre cópulas (hembras acompañadas). Si el acompañamiento no actúa como cortejo post-copulatorio, la paternidad relativa de los machos no debería diferir entre las puestas de hembras aisladas y hembras acompañadas (ya sea porque los machos engendren proporciones semejantes de las puestas o la paternidad esté sesgada hacia uno de ellos) y, *en puestas de hembras acompañadas, la paternidad no debería estar sesgada hacia el macho acompañante*. En contraste, si el acompañamiento es cortejo post-copulatorio, la paternidad relativa podría o no diferir entre puestas de hembras aisladas y hembras acompañadas, *pero siempre debería estar sesgada hacia el macho acompañante en puestas de hembras acompañadas*.

### ***Elección femenina indirecta y directa***

Para confirmar que las hembras acompañadas pueden rectificar su elección de pareja si su acompañante no es el más dominante disponible, es preciso sesgar experimentalmente el resultado de los encuentros (por ejemplo, enfrentando al acompañante con machos más

grandes o agresivos para hacerlo perder) y evaluar si, como consecuencia, el acompañante enfrenta desventajas reproductoras (por ejemplo, si es suplantado, la hembra se aleja más frecuentemente de él, la frecuencia de cópulas intra-pareja se reduce, la frecuencia de cópulas extra-pareja se incrementa o su proporción de paternidad se reduce). De manera semejante, se podría alterar experimentalmente características que potencialmente denotan la calidad del macho acompañante (por ejemplo, la coloración gular o la carga de ectoparásitos) y medir la respuesta de la hembra acompañada.

### ***Carga de esperma y custodia de pareja***

Es posible que la ausencia de evidencia genética a favor de estas hipótesis se haya debido al bajo número de puestas incluidas en los análisis de paternidad y, en consecuencia, sería conveniente ampliar el número de repeticiones en los tratamientos control y experimental del *Capítulo 4*. Por otra parte, para confirmar la hipótesis de carga de esperma en la lagartija rayada es preciso comprobar que todas las cópulas de machos acompañantes resultan en inseminaciones y que, en consecuencia, las cópulas reiteradas y la alternancia de hemipenes resultan en una transferencia de espermatozoides superior a la de los machos oportunistas. Además, deben separarse los efectos del acompañamiento y de la concentración relativa de espermatozoides del acompañante y sus rivales en la paternidad de las puestas. Esto podría lograrse por medio de experimentos de inseminación artificial con mezclas de espermatozoides de diversos machos. Si la carga de esperma determina la paternidad, se esperaría que la concentración relativa de espermatozoides de un macho en una inseminación artificial se relacionara positivamente con el éxito de fertilización de dicho macho.

## **V. Conclusiones generales**

Este estudio aportó múltiples líneas de evidencia consistentes con la idea de que en la lagartija rayada, *Aspidoscelis costata*, el acompañamiento cumple con varias funciones. El acompañamiento parece brindar a las hembras la oportunidad de evaluar la calidad de los machos de manera directa (a través de señales indicadoras de dicha calidad como los despliegues de cortejo) o indirecta (a través del resultado de las interacciones agonísticas entre los acompañantes y otros machos). Además, las hembras reciben beneficios a través

de la reducción de algunos aspectos del hostigamiento sexual por parte de machos no-acompañantes y podrían ver mejorada su oportunidad de forrajear. Sin embargo, no parece que las hembras busquen activamente estos beneficios, pues no cooperan activamente en el acompañamiento. El acompañamiento parece permitir a las hembras obtener acceso constante a cópulas cuando el macho acompañante está listo para efectuarlas, pero es poco probable que la razón de esto sea garantizar la fertilización de los óvulos, dado que el sesgo hacia machos en la proporción operativa de sexos y la alta densidad de machos en Isla Isabel aseguran un acceso relativamente fácil a inseminaciones.

A través del acompañamiento, los machos pueden monitorear la receptividad de la hembra, obteniendo acceso expedito a ésta cuando está dispuesta a copular. Una vez en marcha, el acompañamiento permite a los machos inseminar repetidamente a la hembra, alternando sus hemipenes, posiblemente para maximizar la cantidad de semen transferido. Además, el acompañamiento reduce en cierta medida la probabilidad de que la hembra reciba cópulas oportunistas de otros machos, pero es particularmente eficaz para impedir que ocurran cópulas consensuales entre la hembra y machos rivales. Por último, existe la posibilidad de que el acompañamiento permita a los machos evaluar a las hembras para elegir a las más grandes y fecundas.

Aunque la evidencia conductual respalda la hipótesis de custodia post-copulatoria de pareja llevada a cabo por los machos, los resultados de los análisis de paternidad contradicen dicha hipótesis. De hecho, estos resultados indican que si se producen cópulas con machos múltiples, no hay una relación entre el éxito de cópula relativo de estos y su éxito de fertilización. Esto sugiere que las hembras están en control de las fertilizaciones y que podrían asignarlas a varios machos de acuerdo con sus intereses particulares. En consecuencia, propongo que el acompañamiento es una respuesta masculina a las presiones selectivas impuestas por el control femenino y que los machos acompañan a las hembras con varios fines: reducir las oportunidades femeninas para coleccionar esperma de varios machos, inseminar repetidamente a la hembra para mantener altas cantidades de espermatozoides viables en el sitio de fertilización, y adquirir el rol social de acompañante para convencer al mayor número de hembras posible de asignarles al menos algunas fertilizaciones en sus puestas.

## Literatura citada (Discusión general, trabajos futuros y conclusiones)

- Alcock J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. *Ann. Rev. Entomol.* 39:1-21.
- Ancona-Martínez, S. 2005. Costos energéticos del acompañamiento de hembras para los machos de la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Anderson, R. A. y W. H. Karasov. 1988. Energetics of the lizard *Cnemidophorus tigris* and life history consequences of food-acquisition mode. *Ecological Monographs* 58:79-110.
- Anderson, R. A. y L. J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84:145-157.
- Bull, C.M. 2000. Monogamy in lizards. *Behavioral Processes* 51:7-20.
- Carpenter, C.C. y G.W. Ferguson. 1977. Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. In: Gans C, Tinkle DW, eds. *Biology of the Reptilia. Ecology and Behavior A*. Vol. 7. Pp. 335-554. Academic Press, London.
- Censky, E.J. 1995a. Reproduction in two Lesser Antillean populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *J. of Herpetology* 29:553-560.
- Censky, E.J. 1995b. Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. *Behaviour* 132:529-557.
- Censky, E.J. 1997. Female mate choice in the non-territorial lizard *Ameiva plei* (Teiidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40:221-225.
- Cooper, W.E. Jr. y L.J. Vitt. 1993. Female mate choice of large broad-headed skinks. *Anim. Behav.* 45:683-693.
- Cooper, W.E. Jr. y L.J. Vitt. 1997. Maximizing male reproductive success in the broad-headed skink (*Eumeces laticeps*): preliminary evidence for mate guarding, size-assortative pairing, and opportunistic extra-pair mating. *Amphibia-Reptilia* 18:59-73.
- Cooper, W.E., Jr. y L.J. Vitt. 2002. Increased predation risk while mate guarding as a cost of reproduction for male broad-headed skinks (*Eumeces laticeps*). *Acta Ethol.* 5:19-23.
- Cox, C.R. y B.J. Le Boeuf. 1977. Female incitation of male competition: a mechanism in sexual selection. *Am. Nat.* 111:317-335.

- Crews, D. 1975. Psychobiology of reptilian reproduction. *Science* 189:1059-1065.
- Cuadrado, M. 2000. Influence of female's sexual stage and number of available males on the intensity of guarding behaviour by male common chameleons: a test of different predictions. *Herpetologica* 56:387-393.
- Cuadrado, M. 2001. Mate guarding and social mating system in male common chameleons (*Chamaeleo chamaeleon*). *J. Zool., Lond.* 255:425-435.
- Cuéllar, O. 1966. Oviductal anatomy and sperm storage structures in lizards. *J. Morphol.* 119:7-20.
- Cuéllar, O. 1968. Additional evidence for true parthenogenesis in lizards of the genus *Cnemidophorus*. *Herpetologica* 24:146-150.
- Fitch, H. S. 1985. Variation in clutch and litter size in New World reptiles. University of Kansas Museum of Natural History Miscellaneous Publications 76:1-76.
- Gowaty, P.A. y J.H. Plissner. 1987. Association of male and female American robins (*Turdus migratorius*) during the breeding season: paternity assurance by sexual access or mate guarding? *Willson Bull.* 99:56-62.
- How, T.L. y Bull C.M. 2002. Reunion vigour: an experimental test of the mate guarding hypothesis in the monogamous sleepy lizard (*Tiliqua rugosa*). *J. Zool., Lond.* 257:333-338.
- Ims, R.A. 1988. The potential for sexual selection in males: effect of sex ratio and spatiotemporal distribution of receptive females. *Evol. Ecol.* 2: 338-352.
- Ims, R.A. 1990. The ecology and evolution of reproductive asynchrony. *Trends in Ecol. Evol.* 5: 135-140.
- Lewis, A.R., Tirado, G. y J. Sepúlveda. 2000. Body size and paternity in a teiid lizard (*Ameiva exsul*). *J. Herpetol.* 34:110-120.
- Lumpkin, S., Kessel, K., Zenone, P.G. y C.J. Erickson. 1982. Proximity between the sexes in ring doves: social bonds or surveillance? *Anim. Behav.* 30:506-513.
- Marco, A. y V. Pérez-Mellado. 1999. Mate guarding, intrasexual competition and mating success in males of the non-territorial lizard *Lacerta schreiberi*. *Ethol. Ecol. Evol.* 11:279-286.



- Mendoza-Varela, E.L. 2006. Riesgo de competencia espermática y gasto en eyaculado en la lagartija rayada *Aspidoscelis costata*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad de México.
- Morrison, S.F., Keogh, J.S. y I.A.W. Scott. 2002. Molecular determination of paternity in a natural population of the multiply mating polygynous lizard *Eulamprus heatwolei*. *Mol. Ecol.* 11:535-545.
- Newton, W.D. y S.E. Trauth. 1992. Ultrastructure of the spermatozoon of the lizard *Cnemidophorus sexlineatus* (Sauria: Teiidae). *Herpetologica* 48:330-343.
- Olsson, M. 1992. Nuptial coloration and predation risk in model sand lizards, *Lacerta agilis*. *Anim. Behav.* 46:410-412.
- Olsson, M. 1993. Male preference for large females and assortative mating for body size in the sand lizard (*Lacerta agilis*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32:337-341.
- Olsson, M. y T. Madsen. 1996. Costs of mating with infertile males select for late emergence in female *Lacerta agilis*. *Copeia* 1996:462-464.
- Olsson, M. y T. Madsen. 1998. Sexual selection and sperm competition in reptiles. En: Birkhead, T.R. y A.P. Møller, eds. *Sperm competition and sexual selection*. Pp. 503-577. Academic Press, London.
- Olsson, M. y R. Shine. 1998. Chemosensory mate recognition may facilitate prolonged mate guarding by male snow skinks, *Niveoscincus microlepidotus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 43:359-363.
- Olsson, M., Ujvari, B., Wapstra, E., Madsen, T., Shine, R. y S. Bensch. 2005. Does mate guarding prevent rival mating in snow skinks? A test using AFLP. *Herpetologica*. 61:389-394.
- Simmons L.W. y M.T. Siva-Jothy. 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection. En: Birkhead T.R., Møller A.P., eds. *Sperm competition and sexual selection*. Pp. 341-434. Academic Press, London.
- Stamps, J.A. 1983. Sexual selection, sexual dimorphism, and territoriality. In: *Lizard Ecology* (Huey, R.B., Pianka, E.R. y Schoener, T.W., eds). Harvard University Press, Cambridge, p. 169-204.

- Stuart-Fox, D.M., Mousalli, A., Marshall, N.J. y I.P.F. Owens. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modeling and experimental evidence from lizards. *Anim. Behav.* 66:541-550.
- Tokarz, R.R. 1995. Mate choice in lizards: a review. *Herpetol. Monogr.* 9:17-40.
- Tokarz, R.R. y J.B. Slowinski. 1990. Alternation of hemipenis use as a behavioural means of increasing sperm transfer in the lizard *Anolis sagrei*. *Anim. Behav.* 40:374-379.
- Vitt, L.J. y G.L. Breitenbach. 1993. Life histories and reproductive tactics among lizards in the genus *Cnemidophorus* (Sauria: Teiidae). In J.W. Wright and L.J. Vitt (eds.) *Biology of Whiptail Lizards (Genus Cnemidophorus)*, pp. 211-243. Oklahoma Mus. Nat. Hist., Norman.
- Yamamura, N. 1986. An evolutionary stable strategy (ESS) model of post-copulatory guarding in insects. *Theor. Pop. Biol.* 29:438-455.
- Yamamura, N. 1987. Evolutionarily stable strategy (ESS) models of copulation and mate guarding. In Y. Itô, J.L. Brown, and J. Kikkawa (eds.), *Animal societies: theories and facts*, pp. 197-211. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo.
- Yasui Y. 1998. The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends Ecol. Evol.* 13:246-250.
- Yasui Y. 2001. Female multiple mating as a genetic bet-hedging strategy when mate choice criteria are unreliable. *Ecol. Res.* 16:605-616.

**Apéndice 1. Desarrollo de marcadores moleculares  
(microsatélites de ADN) para análisis genéticos en la  
lagartija rayada y otros miembros del género  
*Aspidoscelis***

Crawford, N. G., Zaldívar-Rae, J., Hagen, C., Schable, A., Rosenblum, E.B., Graves, J.A., Reeder, T.W., Ritchie, M.G., Glenn, T.C. (2008) Thirteen polymorphic microsatellite DNA loci from whiptails of the genus *Aspidoscelis* (Teiidae: Squamata) and related cnemidophorine lizards. *Molecular Ecology Resources* 8:219-223.

## PERMANENT GENETIC RESOURCES

## Thirteen polymorphic microsatellite DNA loci from whiptails of the genus *Aspidoscelis* (Teiidae: Squamata) and related cnemidophorine lizards

NICHOLAS G. CRAWFORD,\*‡ JAIME ZALDÍVAR-RAE,† CRIS HAGEN,‡ AMANDA SCHABLE,‡ ERICA BREE ROSENBLUM,§¶ JEFF A. GRAVES,\*\* TOD W. REEDER,\* MICHAEL G. RITCHIE\*\* and TRAVIS C. GLENN‡

\*Department of Biology, San Diego State University, San Diego, CA 92182–4614, USA, †Laboratorio de Conducta Animal, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, A.P. 70–275, C.P. 04510, México, D.F. Mexico, ‡Savannah River Ecology Laboratory, University of Georgia, Drawer E, Aiken, SC 29802, USA, §Department of Molecular and Cell Biology, University of California at Berkeley, Berkeley, CA 94720, USA, ¶Department of Genome Sciences, Lawrence Berkeley National Laboratory, One Cyclotron Road, Berkeley, CA 94720, USA, \*\*Environmental and Evolutionary Biology, University of St. Andrews, KY16 9TS, UK

### Abstract

We describe polymerase chain reaction primers and amplification conditions for 13 microsatellite DNA loci isolated from two bisexual species of whiptail lizards *Aspidoscelis costata huico* and *Aspidoscelis inornata*. Primers were tested on either 16 or 48 individuals of *A. c. huico* and/or 26 individuals of *A. inornata*. Ten of the 13 primers were also tested against a panel of 31 additional whiptail taxa. We detected three to nine alleles per locus in *A. c. huico* and four to 19 alleles per locus in *A. inornata*, with observed heterozygosity ranging from 0.60 to 0.87 and from 0.15 to 1.00, respectively. These primers will be an important resource for surveys of genetic variation in these lizards.

*Keywords:* *Ameiva*, *Aspidoscelis*, *Cnemidophorus*, lizard, microsatellite, PCR primers, SSR, STR, teiid, whiptail

Received 29 April 2007; revision accepted 26 June 2007

Teiid whiptail lizards (whiptails) of the genus *Aspidoscelis* occur throughout much of North and Central America. They are particularly abundant and diverse in the arid lands of the southwest USA and Mexico (Reeder *et al.* 2002). Their biology (e.g. Winne & Keck 2004; Woolley *et al.* 2004; Cooper *et al.* 2005; Paulissen *et al.* 2006), population genetics (Rosenblum 2006), and systematic biology (e.g. Walker *et al.* 2001; Reeder *et al.* 2002; Cordes & Walker 2006) have been extensively studied. Whiptails are of particular interest to biologists because of the presence of many unisexual (parthenogenetic) complexes within *Aspidoscelis* and other closely related whiptail genera (Reeder *et al.* 2002). Although these microsatellite loci are not the first published for whiptails (see Rowe *et al.* 2002), those previously published are from a taxon (*Cnemidophorus vanzoi*) that is more closely related to Neotropical *Ameiva*

than to *Aspidoscelis* (Reeder *et al.* 2002). Here, we describe 13 polymorphic microsatellite loci (five dinucleotides, one trinucleotide, six tetranucleotides and one mixed di/tetranucleotide) that were isolated from the DNA of *Aspidoscelis costata huico* and *Aspidoscelis inornata*. These markers will be useful for assessing intraspecific genetic variation (especially genetic and clonal diversity within unisexual species), investigating metapopulations and assigning parentage in mating system studies. Microsatellite loci also have the potential to provide new insights involving introgression and hybridization among the numerous species complexes within *Aspidoscelis* (e.g. *A. burti/costata*, *A. gularis*, *A. inornata* and *A. tigris* complexes).

To develop the primers in *A. inornata*, we extracted genomic DNA from liver tissue using DNeasy Kits (QIAGEN) and used the enrichment technique of Glenn & Schable (2005) to isolate and sequence microsatellite-containing DNA fragments. DNA from one individual was digested with *Rsa*I (New England Biolabs) to generate

Correspondence: Nicholas Crawford, Fax: 619-594-5676; E-mail: ngercrawford@gmail.com

fragments of manageable size. We ligated the fragments to double stranded SuperSNX24 linkers (forward 5'-GTT-TAAGGCCTAGCTAGCAGAATC-3', reverse 5'-GATTCT-GCTAGCTAGGCCTTAAACAAAA-3') before hybridizing microsatellite-containing fragments to biotinylated oligonucleotide repeat probes. Probes were captured with magnetic streptavidin beads (Dyna) and unhybridized DNA was discarded. We performed two rounds of enrichment with the following oligonucleotide probes: (TG)<sub>12</sub> (AG)<sub>12</sub> (AAG)<sub>8</sub> (ATC)<sub>8</sub> (AAC)<sub>8</sub> (AAT)<sub>12</sub> (ACT)<sub>12</sub> (AAAC)<sub>6</sub> (AAAG)<sub>6</sub> (AATC)<sub>6</sub> (AATG)<sub>6</sub> (ACCT)<sub>6</sub> (ACAG)<sub>6</sub> (ACTC)<sub>6</sub> (ACTG)<sub>6</sub> (AAAT)<sub>8</sub> (AACT)<sub>8</sub> (AAGT)<sub>8</sub> (ACAT)<sub>8</sub> (AGAT)<sub>8</sub> (AACC)<sub>5</sub> (AAGC)<sub>5</sub> (AAGC)<sub>5</sub> (AAGG)<sub>5</sub> and (ATCC)<sub>5</sub>. Enriched DNA was recovered and amplified using the SuperSNX24 forward primer in a polymerase chain reaction (PCR) as follows: 10 mM Tris-HCl pH 8.3, 50 mM KCl, 2.0 mM MgCl<sub>2</sub>, 25.0 µg/mL BSA, 0.5 µM SuperSNX24 forward primer, and 0.5 U JumpStart Taq DNA polymerase (Sigma). We ligated this PCR product into pCR2.1-TOPO vector (Invitrogen), inserted it into One Shot Top10 Chemically Competent *Escherichia coli* cells (Invitrogen), and screened for successful insertion using the β-galactosidase gene along with materials and protocols provided by a TOPO TA cloning kit (Invitrogen). We amplified inserts from positive colonies using M13 primers and sequenced with Big Dye (version 2.0 or 3.1, Applied Biosystems) chemistry and an ABI PRISM 377-96 or ABI PRISM 3130xl automated sequencer. We edited sequences with SEQUENCHER 4.2 (GeneCodes) and used EPHEMERIS 1.0 (available at [www.uga.edu/srel/DNA\\_Lab/programs.htm](http://www.uga.edu/srel/DNA_Lab/programs.htm)) to search the sequences for microsatellites. We designed PCR primer pairs using OLIGO 6.67 (Molecular Biology Insights). One primer of each pair was modified with a tag at the 5' end (either 5'-GGAAACAGCTATGACCATG-3' or 5'-CAGTCGGCGTCATCA-3') allowing the binding of a fluorescently labelled oligonucleotide to the PCR product for detection of polymorphism on an ABI PRISM 3130xl genetic analyser (cf. Boutin-Ganache *et al.* 2001).

Primers were optimized using eight individuals, which included *Aspidoscelis velox*, *A. tigris* and *A. inornata*. Variable loci were then screened against a larger array of *Aspidoscelis* species. PCRs were performed in 25-µL volumes with an Eppendorf Mastercycler Gradient thermal cycler. Concentrations of the reagents were 10 mM Tris-HCl pH 8.3, 50 mM KCl, 1.5–2.0 mM MgCl<sub>2</sub>, 25.0 µg/mL BSA, 0.4 µM unlabelled primer, 0.04 µM tag-labelled primer, 0.36 µM dye-labelled primer (HEX or 6-FAM), 0.15 mM dNTPs, 0.25 U JumpStart Taq DNA Polymerase (Sigma), and 30–50 ng DNA template. With the directly labelled primer (Acos5), both forward and reverse primers were at final concentration of 0.2 µM. Primers were optimized with two different touchdown PCR thermal cycling programmes, which test a range of annealing temperatures (i.e. 65–55 °C or 55–45 °C). Programmes consisted of five cycles of 96 °C for 20 s, the highest annealing temperature for 30 s, and 72 °C for 1 min

followed by 21 cycles of 30 s of 96 °C, highest annealing temperature minus 0.5 °C each cycle for 30 s, and 72 °C for 1 min; and finally, 10 cycles of 96 °C for 30 s, the lowest annealing temperature for 30 s, and 72 °C for 1 min. We sized products with Naurox ladder (DeWoody *et al.* 2004), to which GTTT was added to the 5' end of unlabelled primers, and with GENEMAPPER 4.0 software (Applied Biosystems) on an ABI PRISM 3130xl genetic analyser.

Primer pairs for *A. c. huico* were developed following a different protocol. DNeasy kits (QIAGEN) were used to extract genomic DNA from blood samples from lizards from the Isla Isabel, México. One microgram of DNA pooled from 10 unrelated adults (5 males and 5 females) was digested with *Mbol* (Promega) and ligated to 600 ng of annealed *Sau*LA and *Sau*LB linkers (Armour *et al.* 1994) with 3 U of T4 DNA ligase, 1× ligase buffer (Promega) [10 mM Tris-HCl (pH 7.8), 10 mM MgCl<sub>2</sub>, 5 mM DTT, 1 mM ATP] in a 50-µL volume. Two microlitres of the ligation product were amplified in each of four 50-µL PCRs containing 1× Bioline buffer [16 mM (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 67 mM Tris-HCl (pH 8.8), 0.01% Tween 20], 0.01 mM dNTP, 2.0 mM MgCl<sub>2</sub>, 20 pmol of *Sau*LA linker and 0.2 U BioTaq (Bioline) at 72 °C for 2 min, 94 °C for 3 min then 20 cycles of 94 °C for 30 s, 57 °C for 30 s and 72 °C for 1.5 min and a final elongation step of 5 min at 72 °C in a PTC-100 thermocycler (MJ Research). Enrichment for CA repeats was carried out as in Muniz *et al.* (2003) except that we used only a single round of enrichment and the amplification product was hybridized to the nylon membrane at 42 °C. The linkers were removed by digestion with *Mbol* and the DNA purified also as in Muniz *et al.* (2003). The purified fragments were then ligated into 'Ready-to-go' *Bam*HI digested pUC18 (Pharmacia) following manufacturer's protocol. After transformation in Epicurian XL1 Blue MRF<sup>+</sup> supercompetent cells (Stratagene) and plating onto Luria-Bertani agar plates with 50 µg/mL ampicillin, the colonies were screened with (CA)<sub>24</sub> oligonucleotides end-labelled with [<sup>32</sup>P] dATP (T4 Polynucleotide kinase RTG kit, Pharmacia). We identified 51 positive colonies out of 460 screened, extracted plasmid DNA from these with Eppendorf Perfectprep plasmid kits, amplified inserts with M13 primers and sequenced to determine insert length. Colonies with inserts 300–500 bp were preserved and sequenced on an ABI PRISM 377 sequencer. Four sequences included suitable repetitive sequences and flanking regions. Primers for these sequences were designed using PRIMER 3 (Rozen & Skaletsky 2000).

PCR conditions were optimized using genomic DNA from two *A. c. huico* individuals. Reactions for the *A. c. huico* primers were performed in 20-µL volumes containing 10 mM Tris-HCl pH 8.4, 50 mM KCl, 0.5–2.5 mM MgCl<sub>2</sub>, 0.5 pmol forward primer, 0.5 pmol reverse primer, 0.10 mM dNTPs, 0.7 U of Taq DNA polymerase (Life Technologies do Brazil Ltd), and 25 ng DNA template, on a PTC-100 thermo-cycler (MJ Research). PCR annealing temperatures

**Table 1** Four PCR primer pairs are characterized in *Aspidoscelis costata huico* against one population of 48 individuals (loci Acos2, Acos3 and Acos5) and in 16 individuals (locus Acos6) from Isla Isabel, Nayarit, México. An additional nine primer pairs are characterized in *Aspidoscelis inornata* against two populations of  $\geq 11$  individuals from White Sands National Monument and the Jornada Experimental Range in New Mexico, USA. Locus Acos5 is genotyped against both data sets. 'Pigtail' tags and tags for universal fluorescent primer binding (e.g. M13 or CAG) are in italics;  $T_a$  corresponds to highest annealing temperature in a thermal cycling programme; dye is either the fluorescent label or silver nitrate stain (SN);  $k$  is number of alleles; allele size range includes the CAG or M13 universal primers if present (see main text for sequences);  $H_O$  and  $H_E$  are observed and expected heterozygosities; \* indicates loci are not in HWE after Bonferroni correction

Locus accession no.	Primer sequence (5'-3')	$T_a$ (°C)	Dye	Repeat motif	Allele size range (bp)	Locality	Sample size	$k$	$H_O$	$H_E$
Acos2	F: CCTGAAGAGGATGCATTCAA R: TGGAAATAGTTTTCCGAAAGTGC	61	SN	(CA) <sub>7</sub>	186–202	IINMX	48	5	0.65	0.66
Acos3	F: GACGGAATGATTCGCTTTGT R: AATCTGGGGTTTTCCGTCT	61	SN	(CA) <sub>17</sub>	241–265	IINMX	48	8	0.60*	0.72
Acos5	F: CGAGTGAAGGCTGGAAAAC R: CCTATCCTGATGAATAGCACTGA	55	PET	(GT) <sub>15</sub>	173–187	JLTER	13	4	0.85	0.68
DQ910543	—	61	SN	(CT) <sub>11</sub> (CA) <sub>17</sub>	166–170	IINMX	48	3	0.65	0.47
Acos6	F: CAGCAACCTCCCAAATAAGC R: GGCTTCTCTGAAAGGCCAAA	65	SN	(CT) <sub>11</sub> (CA) <sub>17</sub>	128–138	IINMX	16	3	0.56	0.58
EF408839	—	55	NED	(ATAG) <sub>25</sub>	249–373	JLTER	12	19	0.83	0.94
Ai5013	F: CAG-AATTAATGTGCAGCACTAT R: GTTGGCAGTTTTTCAGCTAAG	55	NED	(GGAT) <sub>24</sub>	171–329	JLTER	11	14	0.82	0.92
DQ910537	—	55	NED	(GATA) <sub>16</sub> ...	253–427	JLTER	12	17	0.67*	0.93
Ai5033	F: AATGATGTTTGAATTAGAT R: GTTTCATGAAGATTTCCAAATACT	55	NED	(GATA) <sub>16</sub>	233–341	JLTER	13	10	0.54*	0.88
EF367108	R: M13-TCCGTATTTTCAGCATAGT F: CAG-AAATGTGGAGAAAACCTAA	55	NED	(AGAT) <sub>26</sub>	314–423	JLTER	13	13	1.00	0.88
Ai5035	—	55	NED	(ACAG) <sub>12</sub>	—	WSNM	13	13	0.62*	0.91
EF441867	R: GTTTCATTCCTTGAGCTTTAGTC F: CAG-TTCATTTTATATGCTGTAACT	55	NED	(GATA) <sub>16</sub> ...	253–427	JLTER	12	17	0.67*	0.93
Ai5037	—	55	NED	(GATA) <sub>16</sub>	233–341	JLTER	13	10	0.54*	0.88
DQ910538	R: GTTTCATGAAGATTTCCAAATACT F: GTTCTGAAACCCCAAAAATATC	55	NED	(TGA) <sub>23</sub>	132–201	JLTER	13	13	0.69	0.89
Ai5042	—	55	NED	(TGA) <sub>23</sub>	132–201	JLTER	13	13	0.69	0.89
EF367109	R: CAG-TGCAAAATTAAGGCTACTT F: GTTTAAAAGAAAAGGAAGAATAA	65	6-FAM	(ACAG) <sub>30</sub>	221–342	JLTER	13	14	0.69*	0.91
Ai5043	—	65	6-FAM	(ACAG) <sub>30</sub>	221–342	WSNM	13	13	0.54*	0.88
EF441868	R: CAG-TGAGACAAGTTGGGTAGA F: AGATGAAGCTAAAGGTAATC	55	6-FAM	(GT) <sub>12</sub> (ATGT) <sub>12</sub>	232–256	JLTER	11	5	0.91	0.64
Ai5057	—	55	6-FAM	(GT) <sub>12</sub> (ATGT) <sub>12</sub>	232–256	WSNM	13	4	0.54	0.73
DQ910539	R: CAG-GCTATGTTTCTAAATATGT F: GTTGTGCAITCAATGATGTATT	55	NED	(AGAT) <sub>20</sub> ...	233–341	JLTER	13	12	0.15*	0.89
Ai5062	—	55	NED	(AGAT) <sub>20</sub> ...	233–341	JLTER	13	12	0.15*	0.89
EF367107	R: CAG-GCTTTGCTCAGTGTAAC F: GTTCTCCTCCCAATTTCTACAT	55	NED	(TTCA) <sub>14</sub>	249–265	WSNM	13	10	0.54*	0.85
Ai5071	—	55	NED	(TG) <sub>10</sub> (AG) <sub>13</sub>	249–265	JLTER	10	6	0.40	0.75
EF367110	R: CAG-TTGCATATGTGAAGTAAAGTAT	55	NED	(TG) <sub>10</sub> (AG) <sub>13</sub>	249–265	WSNM	13	4	0.38	0.64

were tested in pairs (e.g. 54 °C and 55 °C), with the programme consisting of one cycle of 94 °C for 5 min, followed by 10 cycles of 94 °C for 30 s, the highest annealing temperature for 40 s, and 72 °C for 40 s, then 20 cycles of 94 °C for 30 s, the lowest annealing temperature for 40 s, and 72 °C for 40 s, and, finally, a step of 72 °C for 5 min. We sized products with 10-bp ladder (Invitrogen) on 6% polyacrylamide gels at 1.6 kV for 3–5 h, and stained gels with 0.001% AgNO<sub>3</sub>.

To assess polymorphism, we genotyped 48 *A. c. huico* for loci Acos2, Acos3 and Acos5, 16 *A. c. huico* for Acos6, and 26 *A. inornata* for the 'Ai' series primers (as well as Acos5). We also genotyped 31 additional cnemidophorine (whiptail) lizard taxa, with a primary focus on bisexual *Aspidoscelis* (including representatives of the *A. tigris*, *A. deppii* and *A. sexlineata* species groups). The 13 primer pairs and amplification results for *A. c. huico*/*A. inornata* are summarized in Table 1. Observed and expected heterozygosities were calculated for each locus with GENALEX version

6.0 (Peakall & Smouse 2006). We used GENEPOP version 3.5 (web interface) to test for deviations from Hardy–Weinberg equilibrium (HWE) and for evidence of genotypic linkage disequilibrium. BLAST searches of cloned sequences yielded no significant hits.

We detected three to nine alleles per locus in *A. c. huico* and four to 19 alleles per locus in *A. inornata*, with observed heterozygosity ranging from 0.60 to 0.87 and from 0.15 to 1.00, respectively. There was no evidence of linkage among our loci. Expectations of HWE deviated in Acos3, Ai5033, Ai5035, Ai5037, Ai5042, Ai5043, Ai5062 and Ai5071 after Bonferroni correction in at least one of the three populations investigated (see Table 1). For the 'Ai' series loci, both populations were collected in regions that may represent hybrid zones of either *A. i. llanuras*/*A. i. gypsi* at the White Sands National Monument (WSNM) or *A. i. llanuras*/*A. i. heptagramma* at the Jornada Experimental Range (JER) (Wright & Lowe 1993). Additionally, the program STRUCURAMA (Huelsenbeck *et al.* Submitted) assigns individuals

## 222 PERMANENT GENETIC RESOURCES

**Table 2** Ten PCR primer pairs tested against 33 whiptail lizard taxa. '+' indicates presence of amplification product, '0' indicates no amplification, 'n' is the minimum number of individuals genotyped for each locus. PCR conditions are the same as those reported in Table 1

Taxon	Acos5	Ai5013	Ai5033	Ai5035	Ai5037	Ai5042	Ai5043	Ai5057	Ai5062	Ai5071
<i>Aspidoscelis angusticeps</i> * n = 1	+	0	+	0	+	+	0	+	+	+
<i>A. burti burti</i> * n = 1	+	0	+	+	0	+	+	+	+	+
<i>A. b. stictogramma</i> * n = 2	+	+	+	+	0	0	+	0	+	+
<i>A. b. xanthanota</i> * n = 1	+	0	+	+	0	0	+	0	+	+
<i>A. costata costata</i> * n = 1	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+
<i>A. c. barrancorum</i> * n = 3	+	0	+	0	+	+	0	0	+	+
<i>A. c. grisecephala</i> * n = 4	+	0	+	0	0	+	0	0	0	+
<i>A. c. huico</i> * n = 1	+	+	+	0	0	+	0	0	+	+
<i>A. c. nigrigularis</i> * n = 1	+	+	+	+	0	0	+	+	+	+
<i>A. c. zwickeli</i> * n = 2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. gularis gularis</i> * n = 2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. g. scalaris</i> * n = 2	0	+	+	+	+	+	0	+	+	+
<i>A. hyperythra</i> † n = 1	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+
<i>A. inornata arizonae</i> * n = 1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. i. gypsi</i> * n = 17	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. i. heptogramma</i> * n = 1	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. i. llanuras</i> * n = 14	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. marmorata</i> † n = 1	+	+	0	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. mexicana</i> * n = 2	+	+	+	+	+	+	+	0	+	+
<i>A. montague</i> * n = 2	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+
<i>A. parvosocia</i> * n = 1	+	+	+	+	+	0	0	+	+	+
<i>A. sacki gigias</i> * n = 1	+	0	+	+	0	+	0	0	+	+
<i>A. s. sacki</i> * n = 2	+	+	+	+	+	+	0	+	+	+
<i>A. tigris tigris</i> † n = 2	+	+	0	0	+	+	+	+	+	+
<i>A. t. maxima</i> † n = 1	+	+	0	0	+	0	0	+	+	+
<i>A. uniparens (unisexual)</i> n = 11	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. velox (unisexual)</i> n = 1	+	+	+	+	0	+	+	+	+	+
<i>Ameiva ameiva</i> n = 1	0	+	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cnemidophorus lemniscatus</i> n = 2	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0
<i>Kentropyx altamazonica</i> n = 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>K. calcarata</i> n = 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>K. striata</i> n = 1	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0
<i>Tupinambis teguixin</i> n = 1	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0

\**Aspidoscelis sexlineata* group; †*Aspidoscelis tigris* group; ‡*Aspidoscelis deppii* group.

from the same locality (i.e. individuals within WSNM or JER) to different populations. Thus, neither population appears to be panmictic, and future studies will formally assess whether deviations from HWE result from hybridization among genetically distinct subspecies. Our screen of these loci against 31 whiptail taxa suggests they amplify best within the *A. sexlineata* and *A. tigris* species groups (Table 2). In many instances, we were only able to screen against one or two individuals; thus, those loci that did not appear to amplify in some taxa may still be informative. To conclude, these highly polymorphic microsatellite markers will likely prove valuable for future population genetic research in whiptails.

### Acknowledgements

We thank H. Dessauer and C. J. Cole, for providing samples, DNA, and inspiration for this work. A. Becher, C. Carvalho and O. Tsyusko, assisted in genotyping microsatellite loci. M. Peters and A.

Leland also provided guidance. This work was supported by a grant from the Theodore Roosevelt Memorial Fund (AMNH), two NSF grants (Nos. EF-0334967 and DEB-0108484), and by the US Department of Energy through Financial Assistance Award No. DE-FC09-96-SR18546 for operations and research at the Savannah River Ecology Laboratory.

*Disclaimer:* 'This report was prepared as an account of work sponsored by an agency of the US Government. Neither the US Government nor any agency thereof, nor any of their employees, makes any warranty, express or implied, or assumes any legal liability or responsibility for the accuracy, completeness, or usefulness of any information, apparatus, product, or process disclosed, or represents that its use would not infringe privately owned rights. Reference herein to any specific commercial product, process, or service by trade name, trademark, manufacturer, or otherwise does not necessarily constitute or imply its endorsement, recommendation, or favouring by the US Government or any agency thereof. The views and opinions of authors expressed herein do not necessarily state or reflect those of the US Government or any agency thereof.'

## References

- Armour JAL, Neumann R, Gorbert S, Jeffreys AJ (1994) Isolation of human simple repeat loci by hybridization selection. *Human Molecular Genetics*, **3**, 599–605.
- Boutin-Ganache I, Raposo M, Raymond M, Deschepper CF (2001) M13-tailed primers improve the readability and usability of microsatellite analyses performed with two different allele-sizing methods. *BioTechniques*, **31**, 24–28.
- Cooper WE, Vitt LJ, Caldwell JP, Fox SF (2005) Relationships among foraging variables, phylogeny, and foraging modes, with new data for nine North American lizard species. *Herpetologica*, **61**, 250–259.
- Cordes JE, Walker JM (2006) Evolutionary and systematic implications of skin histocompatibility among parthenogenetic teiid lizards: Three color pattern classes of *Aspidoscelis dixonii* and one of *Aspidoscelis tessellata*. *Copeia*, **2006**, 14–26.
- DeWoody JA, Schupp J, Kenefic L, Busch J, Murfitt L, Keim P (2004) Universal method for producing ROX-labeled size standards suitable for automated genotyping. *BioTechniques*, **37**, 348–352.
- Glenn TC, Schable NA (2005) Isolating Microsatellite DNA loci. *Methods in Enzymology*, **395**, 202–221.
- Huelsenbeck JP, Huelsenbeck ET, Andolfatto P (Submitted) STRUCTURAMA: Bayesian inference of population structure. *Bioinformatics*.
- Muniz L, Macedo RF, Graves JA (2003) Isolation and characterization of dinucleotide microsatellite loci in communally breeding guira cuckoos (Aves: Cuculidae). *Molecular Ecology Notes*, **3**, 209–211.
- Paulissen MA, Walker JM, Taylor HL (2006) Diet of sympatric pattern classes C and E of the parthenogenetic whiptail lizard *Aspidoscelis tessellata* at Sumner Lake, De Baca County, New Mexico. *Southwestern Naturalist*, **51**, 555–560.
- Peakall R, Smouse PE (2006) GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, **6**, 288–295.
- Reeder TW, Cole CJ, Dessauer HC (2002) Phylogenetic relationships of whiptail lizards of the genus *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae): A test of monophyly, reevaluation of karyotypic evolution, and review of hybrid origins. In: *American Museum Novitates*, American Museum of Natural History, New York.
- Rosenblum EB (2006) Convergent evolution and divergent selection: lizards at the White Sands ecotone. *American Naturalist*, **167**, 1–15.
- Rowe G, Dickinson HC, Gibson R, Funk SM, Fa JE (2002) St. Lucia Whiptail Lizard *Cnemidophorus vanzoi* (Sauria: Teiidae) microsatellite primers. *Molecular Ecology Notes*, **2**, 124–126.
- Rozen S, Skaletsky HJ (2000) *Bioinformatics Methods and Protocols: Methods in Molecular Biology* (eds Krawetz S, Misener S), Humana Press, Totowa, New Jersey.
- Walker JM, Lemos-Espinal JA, Cordes JE, Taylor HL, Smith HM (2001) Allocation of populations of whiptail lizards to *septenvittatus* Cope, 1892 (Genus *Cnemidophorus*) in Chihuahua, Mexico, and the *scalaris* problem. *Copeia*, **2001**, 747–765.
- Winne CT, Keck MB (2004) Daily activity patterns of whiptail lizards (Squamata: Teiidae: *Aspidoscelis*): a proximate response to environmental conditions or an endogenous rhythm? *Functional Ecology*, **18**, 314–321.
- Woolley SC, Sakata JT, Crews D (2004) Tracing the evolution of brain and behavior using two related species of whiptail lizards: *Cnemidophorus uniparens* and *Cnemidophorus inornatus*. *ILAR Journal*, **45**, 46–53.
- Wright JW, Lowe CH (1993) Synopsis of the subspecies of the little striped whiptail lizard, *Cnemidophorus inornatus* baird. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, **27**, 129–157.



**Apéndice 2. Una aproximación a la proporción  
operativa de sexos en la población de lagartijas rayadas  
de Isla Isabel**

## Introducción

En teiidos, los ciclos de las hembras rara vez son sincrónicos (por ejemplo, Rodríguez-Ramírez y Lewis, 1991; Censky, 1995a; Cruz, 1996; Manríquez-Morán, 1998; Hernández-Gallegos, 1998; Cruz et al., 1999), entendiéndose “sincronía reproductora” como la tendencia de los individuos a llevar a cabo alguna etapa de su ciclo reproductor de manera simultánea con sus vecinos de la misma especie (Findlay and Cooke, 1982). La asincronía femenina es un elemento clave de los sistemas de apareamiento poligínicos basados en la defensa sucesiva de hembras receptivas (Censky, 1995b) que parecen ser comunes entre los teiidos (por ejemplo, Anderson y Vitt, 1990; Censky, 1995b, este estudio). En un modelo teórico, Ims (1988) demostró que en sistemas de apareamiento como los de los teiidos, mientras más asincrónicas son las hembras más alta es la varianza en el éxito reproductor de los machos (es decir, más alto es el potencial de selección sexual). Sin embargo, hasta donde sé nunca se ha estimado la intensidad de la competencia masculina por las hembras en ninguna población de teiidos.

La intensidad de la selección sexual puede estimarse calculando la proporción operativa de sexos (POS, la “proporción promedio de hembras fértiles en relación con los machos sexualmente activos en un momento dado”; Emlen and Oring, 1977), pues ésta indica la disponibilidad de parejas en la población para uno y otro sexo. En particular, diversos modelos predicen que el acompañamiento como custodia de pareja debería evolucionar cuando la POS está altamente sesgada hacia machos (es decir, cuando hay muchos machos compitiendo por pocas hembras receptivas o fértiles y los costos por pérdida de oportunidades de apareamiento adicionales son bajos para los machos; Yamamura, 1986, 1987; Alcock, 1994).

El objetivo de este análisis fue estimar qué tan intensa podría ser la competencia por hembras receptivas entre los machos de Isla Isabel y qué tan altos podrían ser los costos por pérdida de oportunidades de apareamiento para los machos acompañantes. Para ello, empleé los datos de condición reproductora de hembras y machos del *Capítulo 2* para calcular la POS en la población de Isla Isabel.

## Métodos

Para este estudio empleé a los especímenes diseccionados en el *Capítulo 2*. Consideré como sexualmente activos a los machos pertenecientes a la muestra histológica cuya longitud hocico-cloaca fuera igual o mayor al tamaño mínimo a la madurez sexual (es decir, la longitud hocico-cloaca del macho más pequeño con espermatozoides maduros; *Capítulo 2*) y que tuvieran espermatozoides maduros. Calculé la proporción de machos sexualmente activos por visita mensual (machos sexualmente activos/ machos de la muestra histológica mensual; tabla 1) y una proporción promedio para los meses de la temporada reproductora (febrero a septiembre).

Se ha advertido que para que la proporción operativa de sexos sea útil para predecir la forma y el resultado de la competencia por parejas en condiciones naturales, ésta debe ser estimada en lapsos cortos (Grant et al. 1995). Por ejemplo, Olsson et al. (1996) descubrieron que, para la misma población, una estimación de la POS para un año dado sobre-estimaba la disponibilidad de hembras para los machos por el doble, respecto a una estimación hecha para un día dado. Así, durante las colectas mensuales efectuadas para el *Capítulo 2*, le di prioridad a capturar todas las hembras en un lapso de *no más de 2 días consecutivos* (al mismo tiempo, colecté machos de manera oportunista, pero reuní sus muestras mensuales en un lapso de 1 a 3 días consecutivos). Consideré a las hembras como cercanas a la ovulación (es decir, próximamente aptas para ser fertilizadas) si tenían al menos un folículo vitelogénico de diámetro mayor a 7.6 mm, de acuerdo con el criterio establecido en el *Capítulo 3* (figura 1). Por otra parte, consideré como adultas a las hembras cuya longitud hocico-cloaca fuera igual o mayor a la de la hembra más pequeña con folículos vitelogénicos agrandados (*Capítulo 2*). Calculé la proporción de hembras cercanas a la ovulación en cada muestra mensual (hembras cercanas a la ovulación/ hembras adultas) y una proporción promedio para los meses de la temporada reproductora (febrero a septiembre). Para estimar la POS de cada mes, supuse que la proporción de sexos de los adultos en la población es 1:1 (con base en los datos de otro teiido, *Ameiva plei*, Censky 1995a) y dividí la proporción de hembras cercanas a la ovulación entre la proporción de machos sexualmente activos correspondientes. Como todas las colectas mensuales de hembras se efectuaron en un lapso de 1 a 2 días y los machos producen espermatozoides de manera continua, las ocho POS mensuales pueden

considerarse efectivamente POS para un periodo de 1 a 2 días durante la temporada reproductora. Esto es útil, pues el acompañamiento modal en la lagartija rayada dura 2 días (*Capítulos 2 y 4*) y, en consecuencia, mis estimaciones de la POS deberían revelar adecuadamente los posibles costos por pérdida de apareamientos adicionales para los machos.

## **Resultados**

En las ocho estimaciones que realicé a lo largo de la temporada reproductora, encontré que la proporción de hembras cercanas a la ovulación en un lapso de 1 a 2 días fue consistentemente baja. Esto fue así al punto de que entre abril y junio no capturé ninguna hembra cercana a la ovulación. La proporción promedio de hembras cercanas a la ovulación para un periodo de 1 a 2 días dado durante la temporada reproductora fue de 0.04 (D.E. = 0.06; Tabla 1). En contraste, todos los machos fueron considerados como sexualmente activos a lo largo de la temporada reproductora, con excepción de los meses de febrero y septiembre, cuando de acuerdo con la evidencia histológica, 50% y 25% de ellos estuvieron inactivos, respectivamente. Así, la proporción promedio de machos sexualmente activos para la temporada reproductora fue de 0.91 (D.E. = 0.19). Suponiendo una proporción sexual de adultos de 1:1 en la población, la POS promedio para un periodo de 1 a 2 días dado durante la temporada reproductora fue de 0.05 hembras cercanas a la ovulación por macho sexualmente activo (D.E. = 0.06, rango = 0 – 0.14; tabla 1).

## **Discusión**

Los resultados indican que en un lapso de dos días dado durante la temporada reproductora hay muy pocas hembras cercanas a la ovulación de manera simultánea. Se han hallado patrones semejantes de asincronía en la etapa cercana a la ovulación y escasez de hembras fertilizables en lapsos de unos cuantos días en al menos otros tres teiididos (*Ameiva ameiva*, Simmons, 1975; *Cnemidophorus murinus*, Dearing y Schall, 1994; *Ameiva plei*, Censky, 1995a). En consecuencia, mis datos confirman que en la lagartija rayada se cumplen dos condiciones que promoverían la evolución del acompañamiento como custodia de paternidad: hay una gran cantidad de machos

compitiendo por un pequeño número de hembras fertilizables y los machos enfrentan bajos costos por pérdida de apareamientos adicionales si acompañan a las hembras. Las proporciones de hembras fertilizables obtenidas en este estudio podrían ser subestimaciones si las hembras cercanas a la ovulación tendieran a ocultarse o fueran poco conspicuas. Sin embargo, los considerables números de hembras cercanas a la ovulación halladas en el curso de recorridos de campo (véase el *Capítulo 3*) demuestran que este no es el caso.

### **Bibliografía**

- Alcock J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. *Ann. Rev. Entomol.* 39:1-21.
- Anderson, R.A. y L.J. Vitt. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia* 84:145-157.
- Censky, E.J. 1995a. Reproduction in two Lesser Antillean populations of *Ameiva plei* (Teiidae). *J. Herpetol.* 29:553-560.
- Censky, E.J. 1995b. Mating strategy and reproductive success in the teiid lizard, *Ameiva plei*. *Behaviour* 132:529-557.
- Cruz, F.B. 1996. Reproductive biology of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* in the dry Chaco of Salta, Argentina. *Amphibia-Reptilia* 17:80-86.
- Cruz, F.B., Tesaire, E., Nieto, L. y A. Roldán. 1999. Reproductive biology of *Teius teyou* in the semiarid Chaco of Salta, Argentina. *J. Herpetol.* 33:420-429.
- Dearing, M.D. y J.J. Schall. 1994. Atypical reproduction and sexual dimorphism of the tropical Bonaire Island whiptail lizard, *Cnemidophorus murinus*. *Copeia* 3:760-766.
- Emlen, S.T. y L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.
- Findlay, C.S. y F. Cooke. 1982. Synchrony in the lesser snow goose (*Anser caerulescens*). II. The adaptive value of reproductive synchrony. *Evol.* 36:786-799.
- Grant, J.W.A., Bryant, M.J. y C.E. Soos. 1995. Operational sex ratio, mediated by synchrony of female arrival, alters the variance of male mating success in Japanese medaka. *Anim. Behav.* 49:367-375.

- Hernández-Gallegos, O. 1998. Histocompatibilidad y ciclo reproductor en dos poblaciones de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus rodecki*, en el estado de Quintana Roo. Master's Thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Ims R.A. 1988. The potential for sexual selection in males: effect of sex ratio and spatiotemporal distribution of receptive females. *Evol. Ecol.* 2: 338-352.
- Manríquez-Morán, N.L. 1998. Origen, histocompatibilidad y ciclo reproductor de la lagartija partenogenética *Cnemidophorus cozumela* (Reptilia:Teiidae). Master's Thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Olsson, M., Gullberg, A. y H. Tegelstrom. 1996. Mate guarding in male sand lizards (*Lacerta agilis*). *Behaviour* 133:367-386.
- Rodríguez-Ramírez, J., y A.R. Lewis. 1991. Reproduction in the Puerto Rican teiids *Ameiva exsul* and *A. wetmorei*. *Herpetologica* 47:395-403.
- Simmons, J.E. 1975. The female reproductive cycle of the teiid lizard *Ameiva ameiva petersii* Cope. *Herpetologica* 31:279-282.
- Yamamura, N. 1986. An evolutionary stable strategy (ESS) model of post-copulatory guarding in insects. *Theor. Pop. Biol.* 29:438-455.
- Yamamura, N. 1987. Evolutionarily stable strategy (ESS) models of copulation and mate guarding. In Y. Itô, J.L. Brown, and J. Kikkawa (eds.), *Animal societies: theories and facts*, pp. 197-211. Japan Sci. Soc. Press, Tokyo.

Tabla 1. Estimaciones mensuales de la proporción operativa de sexos mensual (POS) durante la temporada reproductiva.

Mes	Proporción de hembras cercanas a la ovulación <sup>†</sup>	Proporción de machos sexualmente activos <sup>‡</sup>	POS <sup>*</sup>
febrero	0 (0/10)	0.5 (2/4)	0
marzo	0.11 (1/9)	1.0 (3/3)	.11
abril	0 (0/11)	1.0 (5/5)	0
mayo	0 (0/13)	1.0 (3/3)	0
junio	0 (0/10)	1.0 (3/3)	0
julio	0 (0/13)	1.0 (3/3)	0
agosto	0.14 (2/14)	1.0 (3/3)	.14
septiembre	0.09 (1/11)	0.75 (3/4)	.12
<b>Media ± D.E.</b>	0.04 ± 0.06	0.91 ± 0.19	0.05 ± 0.06

<sup>†</sup> Números entre paréntesis: hembras cercanas a la ovulación / hembras adultas capturadas en un lapso de 1 a 2 días consecutivos.

<sup>‡</sup> Números entre paréntesis: machos sexualmente activos / machos en la muestra histológica mensual.

\* Calculada como la proporción de hembras cercanas a la ovulación / proporción de machos sexualmente activos.

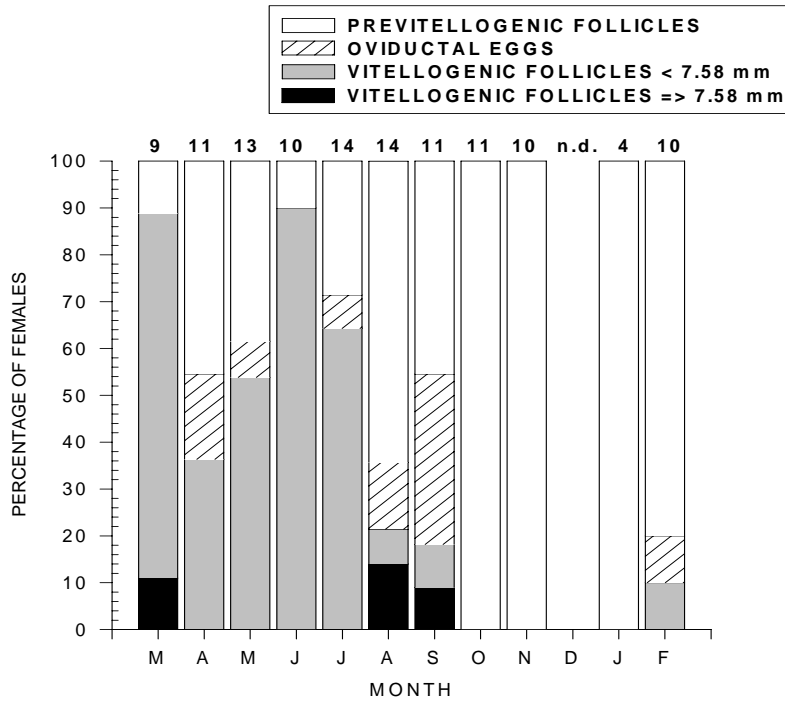


Figura 1. Estacionalidad de la actividad reproductora en 117 hembras adultas de *Aspidoscelis costata* durante 1998-1999. Número sobre las barras = hembras colectadas cada mes; n.d. = sin datos.